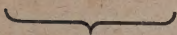


SÉRIE A, N° 4395

N° d'ordre :

5244



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Bernadette CARAM

PREMIÈRE THÈSE

Recherches sur la reproduction et le cycle sexué
de quelques Phéophycées.

DEUXIÈME THÈSE

Les oligoéléments et leur rôle dans la nutrition,
des algues et leurs cultures.

Soutenues le 9 Novembre 1964 devant la Commission d'examen

MM. EICHHORN *Président*

FELDMANN
CHADEFAUD } *Examineurs*

**RECHERCHES SUR LA REPRODUCTION
ET LE CYCLE SEXUÉ
DE QUELQUES PHÉOPHYCÉES.**



Digitized by the Internet Archive
in 2026



SÉRIE A, N° 4395

N° d'ordre :

5244



THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Bernadette CARAM

PREMIÈRE THÈSE

Recherches sur la reproduction et le cycle sexué
de quelques Phéophycées.

DEUXIÈME THÈSE

Les oligoéléments et leur rôle dans la nutrition
des algues et leurs cultures.

Soutenues le 9 Novembre 1964 devant la Commission d'examen

MM. EICHHORN

Président

FELDMANN

CHADEFAUD

} *Examineurs*

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PROFESSEURS

Doyen,.....M. LAMANSKY

MM. G. JULIA	T Analyse supérieure et algèbre supérieure	Mile JOSEPH	T Chimie SPCN
PRENANT	T Anatomie et Histologie comparée	CHEVALLEY	T Géométrie algéb. et théorie des groupes
GRASSE	T Evolution des êtres organisés	ARNOULT	T Electronique (Orsay)
PIREVOST	T Chimie organique	CHAPPELLE	T Physique I (Orsay)
WYART	T Minéral & Cristal.	DELANOE	T Mathématiques I (Orsay)
TEISSIER	T Zoologie	DENY	T Mathématique Gén. (Orsay)
MANGENOT	T Biol. Végét. (Orsay)	GERMAIN	T Mécanique théor. des fluides
AUGER	T Physique quantique et relativité	G. LUCAS	T Géologie
MONNIER	T Physiologie générale	ALLARD	T Chimie Physique
PIVETEAU	T Paléontologie	BERTHELOT	T Phys. des particules Fondamentales (Orsay)
ROCARD	T Physique (ENS)	BRICARD	T Météor. et Physique de l'Atmosphère
CARTAN	T Mathématiques (ENS)	Mme ALBE-FESSARD	T Psycho-physiol.
LAFFITTE	T Chimie générale	FRIEDEL	T Physique des solides (Orsay)
PAYARD	T Géométrie supérieure	M. JULIA	T Etudes des Molécules complexes
COULOMB	T Physique du globe	LENDER	T Biol. Animale SPCN (Orsay)
Mile COUSIN	T Biol. animale (SPCN)	MAGAT	T Physico-Chimie des radioéléments
CHRETIEN	T Chimie minérale	Mile QUINTIN	T Electrochimie
DRACH	T Zoologie	MONOD	T Chimie du métabolisme
KASTLER	T Physique ENS	BENOT	T Physiol. animale (Orsay)
EPHRISSI	T Génétique	DE POSSEL	T Analyse numérique
RIVIERE	T Géol. SPCN & Sédimentologie (Orsay)	CHARLOT	T Chimie analytique
GAUTHIERET	T Biologie Vég. (PCB)	LEMESE	T Ecologie Vég. (Orsay)
R. LUCAS	T Recherches Physiques	GUERIN	T Chimie MPC (Orsay)
A. THOMAS	T Biologie cellulaire	M. CHATELET	T Chimie PCB
ARNULF	T Optique appliquée	JEAN	T Physique Nucl. (Orsay)
MORAND	T Physique Enseignement	MATTIER	T physique SPCN
SOLEILLET	T Physique (PCB)	BERGERARD	T Zoologie (Orsay)
FORTIER	T Mécanique Exp. des Fluides	BERTIN	T Electronique (Orsay)
PETIT	T Biologie maritime	BOUSSIÈRES	T Radiochimie
QUENEY	T Météor. & dynamique atmosphérique	Mme COUTURE	T Thermo & Méca. Physique
GALLIEN	T Embryologie	ELENBERGER	T Géologie des grandes régions du globe
EICHORN	T Botanique	FRANC	T Biologie animale PCB
DE CUGNAC	T Biologie Vég. (SPCN)	SCHNELL	T Botanique tropicale
Mile CAUCHOIS	T Chimie Physique	STOLKOWSKI	T Physiologie végétale
THEILLIER	T Physique du globe	ACHER	T Chimie Biologique
L'HERITIER	T Biol. générale (Orsay)	BAUDON	T Biologie animale PCB
GRIVET	T Radioélectricité (Orsay)	BEAUMONT	T Biologie animale SPCN
PONCIN	T Mécanique générale	BLAMONT	T Géophysique-ionosphère
DUBREIL	T Arithm. & Théorie des Nombres	BOURREAU	T Botanique
QUELET	T Chimie organique	D. CURIE	T Physique MGP
CAGNIARD	T Géophysique appliquée	DURAND-DELGA	T Géologie
CHAMPETIER	T Chimie macromoléc. & Microphysiologie	FREON	T Chimie organique (Orsay)
CUVILLIER	T Géologie	HELLER	T Physiol. végétale
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électro.	TORTRAT	T Calcul des Probabilités
WIEMANN	T Chimie organ. & struc.	CAILLEUX	T Biologie (SPCN)
JACQUINOT	T Spectroscopie & Phys. céleste (Orsay)	MAGNAN	T Physique SPCN
VASSY	T Physique de l'Atmosph.	DAUDEL	T Mécanique ondulatoire appl. à la chimie
DESTOUCHES	T Théories Physiques	Mile FOURCROY	T Théor. & à la Phys. Nucléaire.
AMIEL	T Chimie générale	CHOQUET-BRUHAT	T Biologie végét. SPCN
HOCART	T Minéral & Cristallo.	Mile VEIL	T Mécan. Analytique et Méca. céleste.
J.P. MATHIEU	T Physique Optique	LWOFF	T Physiologie générale
COUTEAUX	T Cytologie	SIESTRUNK	T Microbiologie
MAY	T Zoologie (Orsay)	LACOMBE	T Mécan. Phys. & Expér.
CHOQUET	T Théorie des fonctions et Topologie	BROCHARD	T Mécanique des méaux Nucléaires (Orsay)
FELDMANN	T Biologie végét. marine	CABANNES	T Physique PCB (Orsay)
GUINER	T Physique des Solides (Orsay)	LESIEUR	T Mécanique générale
JOST	T Physiologie comparée	MAZET	T Mathématiques I (Orsay)
FORTET	T Calcul des Probabilité et Phys. mathémat.	CAIRE	T Méca. générale (Orsay) Géographie
SCHWARTZ	T Calcul diff. & intégral	COMOLET	T Phys. & Géol. Dynamique
CHOUARD	T Physiologie végétale	CORABOEUF	T Géographie phys. et Géol. Dynamique
MALAVARD	T Aviation (Tech. Aéron.)	DELLOUE	T Mécanique des Fluides
BRELOT	T Calcul diff. & intégr.	GORENFLOT	T Physiol. animale (Orsay)
NORMANT	T Synthèse organique	HOULLON	T Physique de l'atmosphère
BENARD	T Chimie minérale	J. JULIEN	T Botanique II (Orsay)
BUVAT	T Botanique (ENS)	OLIVIER	T Biologie animale PCB
DUCUE	T Statistiques Mathém.	BLANC-LAPIERRE	T Chimie SPCN (Orsay)
SOULAIRAC	T Psychophysiologie	CHAVEAUGON	T Technique Math. de la Physique (Orsay)
ULRICH	T Physiol. Vég. Appliq.	KAHANE	T Antropologie
MARECHAL	T Optique théor. & Appl.	SAMUEL	T Botanique II (Orsay)
KIRSMANN	T Théories chimiques	KOURGANOFF	T Phys. ENS (Orsay)
CHAPELARD	T Botanique	THERY	T Chimie (Orsay)
Mile LE BRETON	T Physiol. de la Nutrit.	ABELLES	T Mathématiques (Orsay)
LELONG	T Application de l'analyse à la géométrie	AMAT	T Mathématiques ENS féminines
DEVILLERS	T Anatomie & Hist. Compar.	AUBOIN	T Astronomie (Orsay)
EHRESMANN	T Topologie Algébrique	Mme BENOIT-GUEUTAL	T Mécanique céleste
FRANCON	T Physique (SPCN)	BOUGIS	T Physique SPCN
GLANGEAUX	T Géographie Phys. & Géol.	BRUHAT	T Physique PCB
GODEMENT	T Mathématiques (MGP)	BRUNN	T Géologie
PISOT	T Tech. Math. de la Phys.	CHABBAL	T Phys. Nucléaire et radioactivité (Orsay)
ROCH	T Géologie	DEHEVELS	T Biologie marine (Villefranche/Mer)
SCHATZMANN	T Astrophysique	D'ESPAGNAT	T Mathématiques MPC
TERMIER	T Géologie générale	FURON	T Biologie historique (Orsay)
ZAMANSKY	T Mathématiques générales	GENEVES	T Physique MGP (Orsay)
LENNIER	T Physique (MGP)	GUILBERT	T Mathématique Prop.
RIZET	T Génétique (Orsay)	HUPE	T Physique théorique (Orsay)
ROUTHER	T Géologie appliquée	HOLLANDE	T Géologie SPCN
Mme TONNELAT	T Physique théorique	LIONS	T Génétique
DELMIER	T Mathématiques (MPC)	MAITTE	T Biologie végétale PCB
SOUCHAY	T Chimie systématique	MEYER	T Physique (CUS Orléans)
AIGRAIN	T Electrotechnique générale	NICOLAS	T Biologie générale
BRUSSET	T Chimie biologique	PANIGEL	T Analyse numérique
M. IEVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay)	RAVIER	T Chimie PCB
Mme CHAIX	T Chimie biologique	ROUSEAU	T Physique propédeutique
Mme HUREL-PY	T Biologie végét. (PCB)	ROUBINE	T Géologie appliquée
PIAUX	T Chimie (MPC)	SILBER	T Biologie générale
BRUN	T Mécanique théorique des fluides	UBERSFELD	T Pétrographie
LEDERER	T Chimie biol. (Orsay)	YVON	T Méca. théor. des fluides
Mme DUBREIL	T Mathématiques (Agrég.)	HERVE	T Electronique
Mme LELONG	T Mathématiques II (ENS)	NERON	T Chimie PCB
BELLAI	T Géologie (SPCN)	Mme PECKER-WIMEL	T Electronique
COTTE	T Physique électricité	BALKANSKY	T Théories Physiques
J.E. JUBOIS	T Chimie organique	LE CORRE	T Mathématiques
LAMOTTE	T Zoologie (ENS)	DEL-CROIX	T Mathémat. MPC (Orsay)
A. MICHEL	T Chimie minérale (Orsay)	COURDIN	T Astrophysique
OLMER	T Energétique générale	LEHMANN	T Physique MPC
ROUAULT	T Electricité (Orsay)	NATAF	T Electricité
GAUTHIER	T Mécanique appliquée	ECHEALIER	T Physique théorique (Orsay)
BARCHEWITZ	T Chimie Physique	BARAUD	T Phys. Théor. des Hautes Energies (Orsay)
BROSSEL	T Physique atomique	LICRET	T Phys. Exp. des Hautes Energies (Orsay)
BUSER	T Physiologie comparée	DARS	T Physique nucléaire et radioactivité (Orsay)
CAMUS	T Physiologie Vég. (Orsay)	CAMEFORT	T Biologie animale PCB
CASTANG	T Physique II Thermo (Orsay)	VICHNEVSKY	T Physiologie cellulaire
CURIEN	T Minéral & cristallo.	BLAQUIERE	T Physiologie végét. Orsay
MOYSE	T Physiol. Végét. (Orsay)	ARNOUS	T Géologie struc. & Géol. appliquée
NOIROT	T Evolution des Etres Org.	TATIBOUET	T Botanique (agrégation)
PANNETIER	T Chimie générale	MALLIAVIN	T Mécanique industrielle
POSSOMPES	T Zoologie	GAUDEMAR	T Electronique (Orsay)
PULLMANN	T Chimie quantique	PEREZ Y JORBA	T Physique théorique
TEILLAC	T Physique Nucl. & Radioactivité (Orsay)	DAVID	T Chimie (CSU Orléans)
TONNELAT	T Biol. Physico-chim (Orsay)	BROUSSE	T Chimie Prop.
VILLE	T Economie	ROSCHE	T Phys. Exp. des Hautes énergies (Orsay)
WILLEMART	T Chimie PCB		T Chimie (Agrég. Orsay)
DODE	T Chimie (Orsay)		T Mécanique théorique
FREYMAN	T Recherches Physiques		T Astronomie
MM GUINCHET	T Biol. Vég. SPCN (Orsay)		
ROLLET	T Chimie minérale		

RECHERCHES SUR LA REPRODUCTION ET LE CYCLE SEXUÉ DE QUELQUES PHÉOPHYCÉES

par Bernadette CARAM

SOMMAIRE

INTRODUCTION	29
MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL	33
A) MATÉRIEL ÉTUDIÉ	33
B) TECHNIQUES DE CULTURES	34
C) TECHNIQUES CYTOLOGIQUES	36
HISTORIQUE	38

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE, REPRODUCTION ET CYCLES DES ESPÈCES ÉTUDIÉES EN CULTURE	41
INTRODUCTION	41
Ch. I. — <i>SAUVAGEAUGEOIA GRIFFITHSIANA</i>	43
A) ÉTAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉ- LOPHYCÉE (SPOROPHYTE)	43
1) Habitat et distribution géographique	43
2) Cycle végétatif saisonnier et période de fruc- tification	43
3) Description de la plante délophycée	44
4) Organes reproducteurs de la plante délophy- cée : zoïdocystes uniloculaires et zoïdes	45

B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (GAMÉTOPHYTES = PROTHALLES ET LE CYCLE ONTOGÉNIQUE DU <i>S. griffithsiana</i>	47
1) Le comportement des zoïdes de la plante délophycée et leur germination	48
2) Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée : prothalles rampants et prothalles hétérotriches	49
3) Les organes reproducteurs des prothalles : zoïdocystes pluriloculaires et zoïdes	53
4) Les zoïdes fonctionnant comme gamètes : les zygotes et leur germination	55
5) Les zoïdes parthénogénétiques fonctionnant comme spores : leur « impuberté » et les pléthysmothalles	57
C) LE DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE DANS LES CULTURES	58
1) Le protonéma : son développement et la production des frondes	58
2) La croissance et le développement des frondes dressées	59
3) La fertilité des frondes dressées	63
D) LE CYCLE CARYOLIQUE DU <i>S. griffithsiana</i>	64
1) La mitose dans les sporophytes	65
2) La méiose dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes	65
3) La mitose dans les prothalles	66
E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	67
Ch. II. — SAUVAGEAUGLOIA CHORDARIAEFORMIS	69
A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE ET SUR SA BIOLOGIE	69
1) Habitat et distribution géographique	69
2) Cycle végétatif saisonnier dans la nature et fructification	69
3) Description de la plante délophycée	70
4) Localisation et description des organes reproducteurs : zoïdocystes uniloculaires et zoïdocystes pluriloculaires	71
B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES : PROTONÉMAS ET PLÉTHYSMOTHALLES; REPRODUCTION ASEUÉE DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE	73
1) Les zoïdes issus des sporocystes pluriloculaires de la plante délophycée; leur germination	74
2) La nature des thalles adélophycés formés : les protonémas	74

C) LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES DÉLOPHYCÉES DANS LES CULTURES ET LEUR FRUCTIFICATION	77
1) La croissance et le développement des frondes dressées	77
2) Les sporocystes pluriloculaires des thalles délophycés obtenus en culture et le compor- tement de leurs zoïdes	80
3) Les protonémas produits par les zoïdes obte- nus en culture, leur « enkystement »; les plé- thysmothalles	81
4) La production de nouvelles frondes délophy- cées par les protonémas « enkystés »	81
D) LE CYCLE SEXUÉ ET LE CYCLE CARYOLOGIQUE DU <i>S.</i> <i>chordariaeformis</i>	82
E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	84
Ch. III. — <i>PETALONIA FASCIA</i>	86
A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE ET LE CYCLE DU <i>P. fascia</i>	86
1) Habitat et distribution géographique	86
2) Cycle végétatif saisonnier, période de fructi- fication	86
3) Description de la plante délophycée; ses va- riétés	87
4) Les organes reproducteurs de la plante délo- phycée : les zoïdocystes pluriloculaires	87
5) Travaux effectués sur le cycle du <i>P. fascia</i> ..	88
B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (PROTONÉMAS ET PLÉ- THYSMOTHALLES) ET LA REPRODUCTION ASEXUÉE DU <i>P. fascia</i>	90
1) Le comportement et la germination des zoïdes des plantes délophycées	91
2) Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée	92
C) LE DÉVELOPPEMENT DES FRONDES DÉLOPHYCÉES EN CULTURE ET LEUR FRUCTIFICATION	97
D) NOMBRES CHROMOSOMIQUES DU <i>P. fascia</i> : LA MITOSE DANS LES THALLES DÉLOPHYCÉS ET DANS LES THALLES ADÉLOPHYCÉS	98
E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	99
Ch. IV. — <i>STRIARIA ATTENUATA</i>	101
A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLO- PHYCÉE ET SUR LE CYCLE DU <i>Striaria attenuata</i>	101
1) Habitat, distribution géographique	101

2) Cycle végétatif saisonnier dans la nature; fructification	101
3) Description de la plante délophycée; ses variétés	102
4) Localisation des organes reproducteurs	102
5) Description des organes reproducteurs : zoïdocystes uniloculaires et leurs zoïdes	102
6) Cycle du <i>S. attenuata</i> d'après KYLIN	103
 B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (PROTONÉMAS, PROTHALLES, PLÉTHYSMOTHALLES) ET LE CYCLE ONTOGÉNIQUE DU <i>S. attenuata</i>	104
1) Le comportement et la germination des zoïdes de la plante délophycée	104
a) Zoïdes fonctionnant comme spores	106
b) Zoïdes fonctionnant comme gamètes	106
c) Germination des zoospores	107
d) Germination des zygotes	108
2) Thalles adélophycés produits par les zygotes : protonémas générateurs de frondes délophycées; cycle monogénétique	109
3) Thalles adélophycés produits par les zoospores : prothalles; cycle digénétique, hétéromorphe	110
a) Développement des prothalles	110
b) Zoïdocystes pluriloculaires des prothalles	110
c) Zoïdes des prothalles : description	111
d) Zoïdes fonctionnant comme gamètes : zygotes	111
e) Protonémas nés des zygotes et les frondes dressées produites	113
4) Thalles adélophycés produits par les zoïdes des prothalles fonctionnant comme spores : pléthysmothalles; phénomènes d'« agamie » chez le <i>S. attenuata</i>	114
 C) LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES DÉLOPHYCÉES DANS LES CULTURES; LEUR FRUCTIFICATION	116
1) Le développement des frondes des plantes délophycées	116
2) Fertilité des thalles délophycés	116
 D) CYCLE CARYOLOGIQUE DU <i>S. attenuata</i>	118
1) La mitose dans les cellules végétatives des thalles délophycés	118
2) La méiose dans les cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires des plantes délophycées	118
3) La mitose dans les thalles adélophycés	119
 E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	121

Ch. V. — <i>STICTYOSIPHON ADRIATICUS</i>	123
A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE (SPOROPHYTE)	123
1) Habitat et distribution géographique	123
2) Cycle végétatif saisonnier et période de fructification	123
3) Description de la plante délophycée	124
4) Les organes reproducteurs : zoïdocystes uniloculaires et zoïdocystes pluriloculaires	124
5) Les zoïdocystes uniloculaires et leurs zoïdes	126
B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (GAMÉTOPHYTES PROTHALLIENS) PRODUITES PAR LES ZOÏDES DES PLANTES DÉLOPHYCÉES	127
1) Le comportement des zoïdes de la plante délophycée : leur germination directe	128
2) Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée : les prothalles	130
3) Les organes reproducteurs des prothalles : zoïdocystes pluriloculaires et zoïdes	131
C) CYCLE ONTOGÉNIQUE DU <i>S. adriaticus</i> ET SES PLÉTHYSMOTHALLES HAPLOÏDES	132
1) Le cycle ontogénique	132
2) Les pléthysmothalles haploïdes	134
D) LE DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE DANS LES CULTURES	135
1) Le protonémas et la production des frondes dressées	135
2) La fertilité des frondes dressées : leurs zoïdocystes uniloculaires	137
E) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES ENGENDRÉES PAR LES ZOÏDES DES PLANTES DÉLOPHYCÉES DES CULTURES ..	138
1) Les plantes adélophycées à nature de pléthysmothalles haploïdes; leur agamie	138
2) La levée de l'« impuberté » des pléthysmothalles agames et le retour à la génération de sporophytes délophycés	139
F) LE CYCLE CARYOLOGIQUE DU <i>S. adriaticus</i>	141
1) La mitose dans les cellules végétatives et dans les zoïdocystes des thalles délophycés des stations naturelles	141
2) La mitose dans les cellules végétatives et dans les zoïdocystes des thalles des cultures	142
3) La méiose dans les cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires des sporophytes	142
G) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	143

Ch. VI. — <i>SPOROCHNUS PEDUNCULATUS</i>	146
A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE (SPOROPHYTE)	146
1) Habitat et distribution géographique	146
2) Cycle végétatif saisonnier et période de fructification	146
3) Description de la plante délophycée	147
4) Les organes reproducteurs : zoïdocystes uniloculaires et zoïdes	147
5) Les travaux de SAUVAGEAU sur le cycle du <i>S. pedunculatus</i>	148
B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (GAMÉTOPHYTES PROTHALLIENS ET PLÉTHYSMOTHALLES HAPLOÏDES); CYCLE ONTOGÉNIQUE DU <i>S. pedunculatus</i>	149
1) Le comportement et la germination des zoïdes de la plante délophycée	149
2) Les thalles adélophycés : prothalles monoïques	150
3) Les organes reproducteurs sexués des prothalles : gamétocystes femelles et gamétocystes mâles	152
a) Oogones	152
b) Spermatocystes	152
c) Fécondation des oosphères dans les oogones	155
4) La production par les prothalles de zoïdocystes uniloculaires, organes reproducteurs asexués, et les pléthysmothalles haploïdes du <i>S. pedunculatus</i>	157
C) LE DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE DANS LES CULTURES	161
D) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS	163

DEUXIÈME PARTIE

DISCUSSION DES RÉSULTATS OBTENUS	166
A) GAMÈTES ET ZYGOTES	166
1) Zygotes formés par les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes	166
2) Zygotes formés par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires des thalles haploïdes	170
B) PLANTES ADÉLOPHYCÉES : PROTONÉMAS ET PROTHALLES	170
1) Protonémas nés de zygotes, générateurs de frondes délophycées diploïdes; structure, tendance à leur suppression	171

2) Protonémas nés de spores, et générateurs de frondes délophycées diploïdes ou haploïdes	172
3) Prothalles nés de spores de passage, produites après méiose dans les zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes	174
4) Appareil plastidial des protonémas et des prothalles	174
C) POLYMORPHISME DES PLANTES ADÉLOPHYCÉES ET ORIGINE DE L'HÉTÉROMORPHISME DES GÉNÉRATIONS ALTERNANTES CHEZ LES HÉTÉROGÉNÉRATÉES ...	
1) L'hétéroblastie des protonémas et des prothalles	175
2) Le dimorphisme des protonémas et des prothalles	176
3) La signification morphologique de l'hétéroblastie et du dimorphisme	176
4) L'hétéromorphisme des générations, sa signification morphologique et son origine	179
D) REPRODUCTION DIRECTE DES THALLES ADÉLOPHYCÉS : LES PLÉTHYSMOTHALLES	
1) Les pléthysmothalles diploïdes : néoténie et réduction de leurs possibilités de reproduction au seul mode asexué	181
2) Les pléthysmothalles haploïdes, homologues à des prothalles : cas général et agamie	185
3) Les pléthysmothalles haploïdes du <i>S. pedunculatus</i>	187
E) INDÉTERMINATION ONTOGÉNIQUE, NÉOTÉNIE, AGAMIE ET ÉVOLUTION	
1) Indétermination ontogénique dans la destinée des zoïdes et le cycle sexué	188
2) La notion de néoténie explique la réduction morphologique des gamétophytes	188
3) L'agamie héréditaire des pléthysmothalles haploïdes	190
4) Inhibition de la reproduction sexuée chez les Phéophycées	191
5) Evolution régressive chez les Phéophycées ..	191

TROISIÈME PARTIE

CONCLUSIONS	194
A) CYCLES SEXUÉS	194
1) Les alternances de générations	194
2) Les alternances de phases cytologiques	196

B) REPRODUCTION DIRECTE, ASEXUÉE	196
C) PHÉNOMÈNES D'INDÉTERMINATION ET D'AGAMIE CHEZ LES PHÉOPHYCÉES-PHÉOSPORÉES	197
D) THALLES ADÉLOPHYCÉS : PROTONÉMAS, PROTHALLES, PLÉTHYSMOTHALLES; PHÉNOMÈNES DE NÉOTÉNIE ET DE QUIESCENCE CHEZ LES PHÉOPHYCÉES	199
1) Nature « néoténique » des thalles adélophycés	200
2) Protonémas	200
3) Prothalles	201
4) Pléthysmothalles diploïdes	201
5) Pléthysmothalles haploïdes	202
6) Formes quiescentes des thalles adélophycés; leur dormance	202
BIBLIOGRAPHIE	204
PLANCHES I à VI	210

INTRODUCTION

Pendant plus d'un siècle, la systématique des Phéophycées, comme celle des autres groupes d'Algues, a été fondée sur des caractères d'ordre principalement morphologique.

Cependant, les premières observations sur l'existence d'une sexualité chez les Algues brunes (THURET, 1853) furent suivies de nombreuses autres tant au point de vue morphologique (REINKE, 1878; BERTHOLD, 1881), qu'au point de vue cytologique (STRASBURGER, 1897; WILLIAMS, 1898; YAMANOUCHI, 1912) qui permirent d'étendre la notion d'alternance de générations (HOFMEISTER, 1851) aux Algues brunes. Puis, SAUVAGEAU (1915) qui consacra la plus grande partie de sa carrière aux cultures de Phéophycées, découvrit une alternance de générations hétéromorphes chez les Laminariacées.

Depuis, de nombreux travaux ont révélé l'existence d'une pareille alternance chez plusieurs espèces de Phéosporées; ils ont conduit à un remaniement de la classification des Phéophycées et à l'édification d'un nouveau système par KYLIN (1933).

L'étude, en culture, des cycles de reproduction ayant pris un grand développement, on s'est graduellement rendu compte qu'ils étaient sujets à beaucoup de fluctuations, d'une espèce à l'autre, ou même dans une seule espèce, en fonction de la distribution géographique. Une telle constatation n'a fait qu'accroître l'intérêt du problème pour les phycologues qui n'ont cessé de souligner l'insuffisance des résultats acquis jusqu'ici.

C'est ainsi qu'a été stimulé notre intérêt pour ce sujet, intérêt déjà éveillé par un premier travail analogue, effectué au Danemark sur le *Chordaria flagelliformis* (1955). Nous avons donc entrepris de consacrer nos recherches, par des cultures expérimentales, à l'étude de la reproduction de certaines Phéophycées des côtes françaises.

Ayant débuté avec l'intention de suivre le développement d'une dizaine d'espèces, la nécessité d'en trouver qui soient favorables à l'étude nous a obligée à en cultiver, au hasard des récoltes, une vingtaine, pour finalement n'en retenir que six, dont les cycles ont pu être entièrement observés : quatre le sont pour la première fois; le cinquième a donné des résultats très différents de ceux qu'on con-

naissait déjà et le sixième confirme ce qu'on savait pour cette Algue. Notre idée première était de comparer le comportement d'espèces communes à la Manche et à la Méditerranée, mais nous n'avons réussi à le faire que pour deux seulement; à l'encontre de ce que nous espérions, elles ont peu varié, et de façon minime, dans les étapes de leur reproduction, même lorsqu'il s'agissait de spécimens provenant d'habitats nettement différents. Par contre il arrive qu'une espèce vivant dans des régions géographiquement très distantes, mais où les conditions de vie sont sensiblement les mêmes, se révèle capable de grande diversité dans sa reproduction, d'une localité à l'autre. Ces faits nous semblent indiquer qu'il se manifeste, chez les espèces étudiées par nous, des tendances assez constantes vers certains modes de reproduction, mais que ces tendances ne sont pas fixées, et, par suite, de nombreuses complications se produisent au cours de leur cycle. Ces complications ne nous paraissent toutefois pas inéluctablement liées aux localités, avec l'ensemble de conditions écologiques qu'elles comportent, mais bien plutôt à des modifications immédiates, souvent passagères et très localisées, du milieu où vivent les Algues. Cela revient à dire que leur comportement dépendrait de facteurs purement internes dont les manifestations seraient inhibées ou favorisées suivant les changements de l'environnement immédiat. Cette supposition permettrait de comprendre que le cycle d'une même espèce peut varier selon les méthodes de culture employées par les divers auteurs. Cela permettrait aussi d'expliquer les variations de certaines séquences du cycle de reproduction chez une même Algue et dans un habitat donné, allant parfois jusqu'à la disparition temporaire de celle-ci.

L'intérêt des cultures, révélé par SAUVAGEAU, demeure capital dans l'étude du comportement des Algues, et encore davantage si on s'efforce de recréer une gamme plus ou moins variée de conditions ambiantes : milieux nutritifs, éclairément, température. C'est à quoi nous nous sommes appliquée, en procédant à un très grand nombre d'expériences pour chaque espèce étudiée. Cela nous a permis de mener jusqu'au bout chacun des cycles que nous décrivons, c'est-à-dire jusqu'à l'obtention du sporophyte tel qu'on peut le récolter dans ses stations naturelles, tout au moins quant à sa morphologie sinon quant à sa taille. Cela nous permet également de décrire une série de modalités dans le comportement sexué ou asexué des organes reproducteurs, et dans les stades de développement des générations, alternantes ou non.

A part ces phénomènes de caractère morphologique, nous avons essayé, dans la mesure du possible, de confirmer la nature haploïde ou diploïde que nous attribuons aux différentes parties des cycles, en recherchant l'existence d'une méiose et en procédant au comptage du nombre chromosomique de nos espèces. Cette entreprise

était rendue particulièrement difficile par la taille réduite des noyaux et nos résultats ne sont que partiels. Nous avons toutefois réussi à établir, avec plus ou moins de certitude, le nombre chromosomique de trois des espèces étudiées, et celui-ci était déjà connu pour la quatrième espèce.

A côté du déroulement même des cycles de reproduction, il nous a paru intéressant de mettre en relief les nombreuses particularités d'ordre biologique qui se sont manifestées dans nos cultures. Ce sont des phénomènes d'évolution, aussi bien progressive que régressive, qui ont trait principalement au problème de la sexualité chez les Algues brunes. Ils nous paraissent constituer autant de preuves nouvelles du caractère encore instable de la sexualité, et de la nature parfois variable du développement morphologique, chez les Phéophycées-Phéosporées.

Ces résultats vont entièrement dans le sens des conclusions de FRITSCH (1948) quant aux différenciations morphologiques possibles du thalle des Phéophycées, conséquence d'une hétéotrichie primitive.

Ils s'accordent, enfin, tout à fait avec les idées de CHADEFAUD (1952) sur l'indétermination ancestrale probable des cycles et du comportement des zoïdes, et sur le caractère primitivement isomorphe des générations alternantes, ainsi qu'avec celles de FELDMANN (1952) relatives à l'évolution des cycles sexuels digénétiques diplohaplophasiques, et monogénétiques diplophasiques.

Je tiens, en premier lieu, à adresser ici une pensée reconnaissante au Dr Sören LUND qui m'a orientée vers l'étude du cycle des Phéophycées et m'a suggéré le sujet de mon premier travail scientifique.

M. le Professeur J. FELDMANN m'a très vivement encouragée à persévérer dans cette voie, et, m'accueillant parmi les chercheurs de son Laboratoire, m'a prodigué d'innombrables et précieux conseils. Qu'il veuille bien trouver, au seuil de ce travail, l'expression de ma grande reconnaissance pour la bienveillance et la patience dont il a toujours fait preuve à mon égard.

A. M. le Professeur M. CHADEFAUD je veux exprimer ma profonde gratitude pour l'intérêt qu'il a toujours témoigné à mes recherches et la confiance dont il n'a jamais cessé de m'honorer. Ses encouragements amicaux m'ont aidée à terminer ce travail en temps voulu et je ne saurais oublier les fructueuses discussions qu'il a suscitées entre nous.

Que M. le Professeur A. EICHHORN veuille bien trouver ici l'expression de mes vifs remerciements pour avoir bien voulu me faire l'honneur de présider mon Jury de thèse.

J'adresse également mes remerciements à M. le Professeur R. HEIM, Membre de l'Institut, qui a bien voulu accepter de présenter mes notes devant l'Académie des Sciences et s'est toujours intéressé à mon travail.

Au cours des très nombreux séjours que j'ai effectués au Laboratoire Arago, à Banyuls-sur-Mer, l'accueil que m'a toujours réservé M. le Professeur G. PETIT, ainsi que l'aide qu'il m'a toujours généreusement dispensée m'ont été précieux et je lui en exprime ma reconnaissance. Je lui suis également redevable d'avoir bien voulu accepter ce travail dans « Vie et Milieu ».

Je remercie également M. le Professeur G. TEISSIER, Directeur de la Station Biologique de Roscoff, ainsi que M. le Professeur P. BOUGIS, Sous-Directeur de la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, qui m'ont permis d'effectuer d'indispensables séjours dans leurs Laboratoires et m'ont offert de nombreuses facilités matérielles.

J'ai trouvé chez M. F. MAGNE, Maître-Assistant, alors qu'il était encore en fonctions à la Station Biologique de Roscoff, une aide précieuse, aussi bien lors de mes débuts dans le domaine de la caryologie qu'à l'occasion de mes récoltes de matériel. Qu'il en soit ici remercié.

J'exprime enfin ma gratitude à tous ceux, amis et collègues, chercheurs et techniciens, qui m'ont apporté, d'une façon ou d'une autre, leur précieux concours et leur sympathie, et particulièrement à M. L. LAUBIER, Maître-Assistant au Laboratoire Arago, qui a bien voulu assumer une part importante du travail d'impression.

Enfin, je ne saurais terminer sans saluer la mémoire de notre ami regretté, G. SCHOTTER, si prématurément disparu.

MATÉRIEL ET MÉTHODES DE TRAVAIL

A) MATÉRIEL ÉTUDIÉ

Le matériel qui a servi à nos cultures a été récolté, en partie dans la Manche, sur les côtes du Finistère et principalement aux environs de Roscoff, en partie dans la Méditerranée, sur les côtes du Roussillon et surtout dans la baie de Banyuls et ses environs; quelques récoltes ont été effectuées également dans la rade de Villefranche. Pour cette raison, nous avons dû chaque année, et parfois à plusieurs reprises, séjourner à la Station Biologique de Roscoff, au Laboratoire Arago, à Banyuls, et à la Station Zoologique de Villefranche.

Les récoltes ont été faites, dans la Manche, à marée basse et en dragages; dans la Méditerranée, en dragage surtout.

Le choix du matériel a été long et difficile en raison du caractère irrégulièrement favorable des marées. Quant aux dragages, les difficultés matérielles qu'ils impliquent et le caractère aléatoire des résultats en font une méthode peu féconde. Il nous a fallu donc plusieurs années pour réussir à trouver les espèces qui nous intéressaient. Cela nous a obligée à essayer une vingtaine de Phéosporées en culture; toutes n'ont pas été utilisées dans cette thèse, mais certaines nous ont servi comme point de comparaison, et l'étude de quelques autres sera reprise ultérieurement.

Pour le présent travail, nous avons retenu six espèces. Les considérations qui ont guidé notre choix sont les suivantes : a) ces algues n'avaient jamais été cultivées auparavant; b) elles appartenaient à des groupes de Phéophycées assez proches les uns des autres pour permettre des comparaisons entre elles; c) leur cycle nucléaire était inconnu; d) certaines étaient communes à la Manche et à la Méditerranée. Ces espèces sont :

dans la famille des Chordariacées et l'ordre des Chordariales :

Sauvageaugloia griffithsiana (Grev.) Hamel (1);

Sauvageaugloia chordariaeformis (Crouan) Kylin;

(1) HAMEL (1931-1937) ayant créé le genre *Sauvageaugloia* n'en a pas donné, d'après DIXON et RUSSELL (1964), de description formelle. C'est KYLIN (1940) qui l'a fait par la suite, et la nomenclature du genre et de l'espèce doit être selon ces mêmes auteurs : *Sauvageaugloia* Hamel ex Kylin, et *S. griffithsiana* (Grev. ex Harvey in Hook.) Hamel ex Kylin.

dans la famille des Scytosiphonacées et l'ordre des Scytosiphonales :

Petalonia fascia Derb. et Sol.;

— dans la famille des Striariacées et l'ordre des Dictyosiphonales :

Striaria attenuata (Ag.) Grev.;

Stictyosiphon adriaticus Kützinger;

— dans la famille des Sporochneacées et l'ordre des Sporochneales :

Sporochneus pedunculatus (Hudson) Agardh.

Nous nous contentons, ici, de les énumérer, puisque nous donnerons, en tête des chapitres qui les concernent, leur distribution géographique, comprise largement, et les localités où nous les avons récoltées.

B) TECHNIQUES DE CULTURES

1) *Emission des zoïdes*

Pour établir des cultures unialgales, condition absolue de résultats dignes de foi, nous avons toujours cherché à obtenir d'abondantes émissions de zoïdes en les provoquant par un certain nombre de chocs. Pour cela, le matériel récolté très fertile et gardé presque à sec était, une fois rentré au Laboratoire, soigneusement trié, et chaque fragment utilisé était minutieusement vérifié sous la loupe binoculaire, puis nettoyé sur toute sa surface à l'aide d'un pinceau. Nous avons ainsi toujours obtenu des cultures unialgales, c'est-à-dire ne contenant pas d'autres Algues brunes en épiphytes. En cas de contamination par ces dernières, les cultures étaient systématiquement écartées. Malgré ces précautions, il est impossible de se débarrasser entièrement des Diatomées. Des lavages abondants et répétés, à l'eau de mer stérile, en réduisaient toutefois le nombre de façon à rendre plutôt favorable leur commensalité. De même, les bactéries présentes dans nos cultures n'ont jamais eu d'effet inhibiteur sur la croissance des germinations. On sait, au contraire, que ces organismes apportent des substances biologiquement actives, nécessaires au développement des germinations (voir PROVASOLI, 1958a et b). C'est un fait que, chaque fois que nous avons réussi à isoler zygotes ou zoospores en milieu stérile, que ce soit par deux ou par dix, ils n'ont jamais survécu.

Le matériel ainsi sélectionné était déposé, à peine humide, dans des boîtes de Petri, préalablement stérilisées, et entreposé pendant

une nuit, voire quelques heures seulement, dans une glacière et à l'obscurité. Au moment d'établir les cultures, ces récipients étaient ramenés à la température ambiante et soumis, pendant une ou deux heures, à un éclairage très intense, après avoir été remplis de solution de culture. La sortie des zoïdes était généralement immédiate, ce qui permettait de les prélever en grand nombre, à l'aide d'une pipette capillaire. Un essaimage immédiat dans plusieurs récipients était alors possible. Nous avons obtenu par cette méthode, des cultures généralement propres et suffisamment clairsemées.

D'une manière générale, nos cultures ont été répétées à de nombreuses reprises, durant plusieurs années consécutives, et établies également en grand nombre afin d'en obtenir le meilleur développement. Il nous est arrivé souvent d'isoler, avec succès, des germinations au stade de dix ou quinze cellules, après lavage par dilution, afin de suivre l'évolution de certaines formes.

La solution de culture était changée régulièrement environ tous les huit jours.

2) Milieux de culture

Pour toutes nos cultures, nous avons utilisé le même milieu, qui nous a toujours donné les meilleurs résultats. C'est la solution mise au point par SCHREIBER (1924) et modifiée par FØYN (1934), une des plus anciennement utilisées, dont la formule est la suivante :

Décoction de terre (Erdschreiber) ...	50 cc
K N O ₃	0,1 g
K ₂ HP O ₄	0,02 g
Eau de mer	1 000 cc

L'eau de mer employée était filtrée sur filtre bactériologique (F. GAUTHIER) et toute la verrerie utilisée était passée, pendant 30 minutes, à l'autoclave à 120°.

3) Température

Dans la limite d'une certaine marge, nous nous sommes efforcée de varier les conditions de température dans lesquelles étaient placées nos cultures. Pour ce qui est des espèces de profondeur, comme le *Stictyosiphon adriaticus* et le *Sporochnus pedunculatus*, quelques-unes ont été maintenues à une température constante de 10° C, d'autres à une température variant entre 12 et 15°. Nous disposions pour cela d'une salle climatisée, où régnait en hiver une température de 12°, qui pouvait s'élever en été jusqu'à 15°, et d'une armoire à température constante, compartimentée (polythermostat), dont le

gradient de température s'échelonnait de 6 à 20° C. Les espèces de surface, originaires de la Manche comme de la Méditerranée, étaient réparties de même dans la salle climatisée et les compartiments du polythermostat, et soumises à une série de températures très rapprochées : 8°, 10°, 12° et 14° C.

Pour les espèces de profondeur, les conditions stables de l'armoire à 10° ont été les meilleures. Pour le reste, les résultats ont varié selon les espèces, surtout en ce qui concerne leur fertilité et leur comportement sexuel.

4) *Eclairement*

Les armoires à température constante étaient toutes équipées des mêmes tubes fluorescents de la catégorie « lumière du jour » (16 W) qui produisaient un éclairage de 550 lux environ, dont la durée journalière (de 7 à 19 h) était réglée par une horloge du type Cotna.

Aux cultures maintenues à la lumière du jour (large baie vitrée, orientée au nord-est), nous donnions quotidiennement, en hiver (novembre à avril), un supplément de lumière de 4 heures environ, à l'aide des mêmes tubes fluorescents mais plus grands (40 W). Dans ce cas, l'éclairage obtenu était de 2 800 lux, ce qui correspond à peu près à la lumière du jour, et semblait très bien convenir aux espèces provenant de la surface ou de la zone de mi-marée.

Les variations des conditions de milieu ainsi réalisées ont été constantes, mais limitées et appliquées de façon assez empirique. Elles nous ont toutefois permis de mener à leur fin les cycles des six Algues nommées plus haut. Une seule parmi celles-ci semble avoir trouvé des conditions de vie optimum, c'est le *Stictyosiphon adriaticus* dont nous parlerons plus loin (voir p. 159).

C) TECHNIQUES CYTOLOGIQUES

1) *Fixations*

Chaque essai de culture était accompagné de quelques fixations, faites sur place, du matériel récolté, en vue d'une étude caryologique. Nous avons essayé divers fixateurs : celui de Flemming, de Karpechenko, de Westbrook et d'autres encore. Mais nous nous sommes finalement limitée au simple mélange chromo-acétique (à 1 %) qui nous a toujours donné de bons résultats, et qui offre l'avantage

d'être simple et rapide à préparer. Il nous a également servi pour de nombreuses fixations des thalles développés en culture.

Pour nos préparations, nous avons recouru principalement à la méthode d'écrasement in toto, et de montage sur lame gélatinée.

2) *Colorations*

Nous avons essayé de faire usage du carmin acétique tellement apprécié par les cytologistes anglais (GODWARD, 1948; NAYLOR, 1957) mais sans beaucoup de succès. Après de nombreux essais infructueux, nous nous en sommes tenue à la réaction de Feulgen qui nous a fourni les meilleurs résultats pour le dénombrement des chromosomes chez nos espèces. En outre, nous avons pratiqué régulièrement l'examen des cellules sur le vivant, grâce aux colorations in vivo avec le bleu de crésyle et le rouge neutre.

Enfin, à plusieurs reprises, nous avons essayé, à l'aide du bleu B.Z.L. de mettre en évidence la présence de lipides dans les cellules, particulièrement aux stades de croissance et de développement des organes reproducteurs.

HISTORIQUE

L'histoire de la sexualité des Phéosporées est jalonnée par quelques découvertes importantes, les unes d'ordre morphologique, les autres d'ordre cytologique, qui ont fait considérablement progresser les connaissances dans ce domaine.

Les premières observations ont été celles de THURET (1853) sur la fécondation chez les *Fucus*. Plus tard ARESCHOUG (1875) dit avoir vu copuler les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires du *Dictyosiphon hippuroides*.

REINKE (1877), ayant observé la fusion des gamètes issus des zoïdocystes pluriloculaires du *Zanardinia*, soupçonne l'existence, chez cette espèce, d'une alternance de générations comparable à celle qu'avait déjà découverte HOFMEISTER chez les Ptéridophytes et les Bryophytes. Il observe une copulation des zoïdes du *Cutleria* (1878); FALKENBERG (1879) l'observe également. Ils établissent ainsi la première notion d'alternance de générations chez les Algues.

YAMANOUCHI (1912, 1913) apporte la confirmation cytologique de ces faits, en décrivant l'existence d'une méiose chez les deux espèces étudiées.

De nouvelles observations sur la sexualité des Phéosporées viennent s'ajouter à ces tout premiers résultats : BERTHOLD (1881), notamment, signale une copulation des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires de l'*Ectocarpus siliculosus*. A la suite de son témoignage, on admit que seuls les zoïdes de tels zoïdocystes étaient des gamètes, les zoïdocystes uniloculaires jouant le rôle d'organes asexués.

SAUVAGEAU (1896, 1897), OLTMANNS (1899), et d'autres encore, ayant constaté que les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires ne copulaient pas toujours, mais pouvaient aussi germer directement, ils en conclurent que la sexualité chez les Phéosporées avait tendance à disparaître. Plus tard, dans son étude du cycle du *Pylaiella littoralis* et de l'*Ectocarpus siliculosus*, KNIGHT (1923, 1929) devait modifier cette conception en démontrant que les zoïdocystes pluriloculaires peuvent se former soit sur des thalles haploïdes, et ils produisent alors des zoïdes haploïdes qui peuvent ou non fonctionner comme gamètes, soit sur des thalles diploïdes, et ils donnent alors des spores directes.

Autres dates importantes : SAUVAGEAU (1915, 1917) découvre l'existence chez les Laminariales, puis chez les Dictyosiphonales,

d'un type d'alternance nouveau pour les Algues brunes : l'alternance hétéromorphe entre un sporophyte délophycé et un gamétophyte adélophycé (prothalle). Ces études, faites en culture, ont éveillé un grand intérêt pour les Algues brunes, et inauguré une longue série de travaux analogues, riches en observations de toutes sortes.

La notion d'alternance morphologique, ainsi établie, sera confirmée quelques années plus tard par les travaux de KNIGHT (1923, 1929) qui décrit une méiose dans les zoïdocystes uniloculaires du *Pylaiella littoralis* et de l'*Ectocarpus siliculosus*. Elle découvre, en même temps, que les spores émises par ces mêmes zoïdocystes sont capables de se comporter comme des gamètes et d'engendrer par leur copulation le thalle délophycé.

PAPENFUSS (1933, 1935), cultivant l'*Ectocarpus siliculosus* à Woods Hole, confirme l'existence de la méiose dans cette espèce et lui trouve une alternance de générations isomorphes; mais, contrairement à ce qu'avait vu KNIGHT, il n'observe pas de copulation des zoïdes issus des zoïdocystes uniloculaires. FØYN (1934), en Norvège, confirme les résultats de PAPENFUSS.

Par contre, cette copulation a été décrite par divers auteurs, dans d'autres groupes de Phéosporées, et notamment chez des Sphacélariales et des Chordariales. LOISEAUX (1964) et nous-même (1957, 1964) l'avons observée chez le *Myrionema feldmannii*, le *Petrospongium berkeleyi* (*Cylindrocarpus berkeleyi*) et le *Striaria attenuata*. Nous en parlerons plus en détail à la fin de ce mémoire (voir p. 137).

Ainsi, les témoignages en faveur de la copulation des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires se font plus nombreux. Pourtant, l'idée est loin d'en être unanimement acceptée. Pour SAUVAGEAU (1917), KYLIN (1933, 1937, 1940) et PAPENFUSS (1933, 1955), ces copulations ne paraissent pas convaincantes. Au contraire, FRITSCH (1945), CHADEFAUD (1952, 1960) et FELDMANN (1963) les admettent, et ces deux derniers en tiennent compte pour établir le cycle fondamental des Ectocarpales.

Désireux de mettre en évidence la différenciation sexuelle des gamètes chez une Phéosporée isogame, HARTMANN (1925, 1931, 1934, 1937) tenta une série d'expériences sur ceux de l'*Ectocarpus siliculosus*. Les ayant colorés vitalement, il observe que leur comportement comme mâle ou femelle varie selon l'intensité de ce même comportement chez leur partenaire. Il fonde sur ce caractère sa théorie de la sexualité relative. Bien qu'aucun essai de ce genre n'ait été refait sur d'autres espèces de Phéosporées, les grandes variations de comportement des zoïdes dans ce groupe d'Algues ont été expliquées par l'influence de facteurs d'ordre, tantôt génétique, tantôt externe.

C'est ce qui a amené, récemment, de nombreux auteurs à insister sur la nécessité de nouvelles études en culture, mais dans

des conditions contrôlées, susceptibles de faire connaître le rôle de quelques-uns de ces facteurs. LEVRING (1957), particulièrement, souligne l'importance, qualitative et quantitative, des éléments dissous dans l'eau de mer, de la température et de la lumière ainsi que de la durée d'éclairement. De telles expériences ont été faites surtout avec des Algues unicellulaires et quelques Chlorophycées. Quant aux Phéophycées, quelques résultats, obtenus, tout à fait empiriquement (CARAM, 1955; SUNDENE, 1962; KORNMAN, 1962, 1963), permettent de constater que, parmi les conditions optimales nécessaires pour que deviennent fertiles les gamétophytes, et sans doute pour que se produisent une copulation des gamètes et le développement du sporophyte, il faut des températures assez basses (entre 1 et 10° C). MULLER (1963), sur une espèce dont la reproduction est déjà bien connue, l'*Ectocarpus siliculosus*, a étudié, en culture, les rapports pouvant exister entre la température de l'eau de mer et la production, soit de sporocystes, soit de gamétocystes. Ayant soumis des germinations provenant d'individus diploïdes, les uns de Split, les autres de Naples, à une série de températures (10°, 13°, 16° et 19° C), il constate que toutes les jeunes plantes deviennent fertiles, mais que celles de Naples produisent, à toutes les températures énumérées ci-dessus, des zoïdocystes uniloculaires et pluriloculaires, alors que celles de Split portent, aux températures les plus élevées, seulement des zoïdocystes pluriloculaires. C'est à notre connaissance la seule expérience de ce genre réalisée jusqu'ici.

PREMIÈRE PARTIE

MORPHOLOGIE, REPRODUCTION ET CYCLES DES ESPÈCES ÉTUDIÉES EN CULTURE

INTRODUCTION

Avant de rapporter les résultats de nos travaux sur les espèces faisant l'objet du présent mémoire, nous rappellerons brièvement ceux que nous ont donnés des recherches antérieures sur deux autres Phéophycées, le *Chordaria flagelliformis* (Müll.) Ag. et le *Cylindrocarpus berkeleyi* (Grev.) Crn.

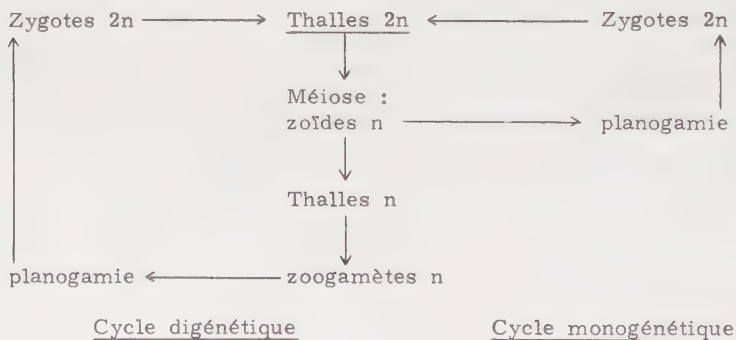
Chez le *Chordaria flagelliformis*, étudié à Copenhague (1955), nous avons observé qu'il doit exister, comme chez les autres Chordariales, un *cycle digénétique hétéromorphe*. Les thalles délophycés doivent être des *sporophytes diploïdes* produisant, dans des zoïdocystes uniloculaires, des zoospores sans doute formées avec méiose, et donc probablement haploïdes. Ces zoospores engendrent des thalles adélophycés, filamenteux et microscopiques, qui paraissent être des *gamétophytes haploïdes prothalliens*, et qui produisent, dans des zoïdocystes pluriloculaires, des zoïdes de deux sortes, les uns gros, ayant peut-être valeur de gamètes femelles, les autres petits, ayant peut-être celle de gamètes mâles. Par la suite, dans nos cultures : 1) certains de ces zoïdes, sans doute les gamètes femelles, ont germé parthénogénétiquement; ils se sont ainsi comportés comme des spores directes, reproduisant asexuellement de nouveaux gamétophytes prothalliens, identiques aux précédents; 2) les autres ont dû copuler (bien que nous n'ayons pas réussi à voir effectivement leur copulation) et ensuite les zygotes ont engendré de nouveaux sporophytes diploïdes, formés d'un protonéma discoïde et de frondes délophycées, organisées comme celles des sporophytes récoltés dans les stations naturelles.

Chez le *Cylindrocarpus berkeleyi*, étudié à Roscoff (1957), nous avons également trouvé un *cycle digénétique*, mais *isomorphe*, de sorte que cette Algue doit être provisoirement rangée, non plus

parmi les Chordariales hétérogénératées, mais parmi les Ectocarpales isogénératées. Ce cycle comprend des thalles diploïdes, à zoïdocystes uniloculaires, producteurs de zoïdes vraisemblablement méiotiques qui sont des spores de passage, et des thalles haploïdes qui, nés de ces spores, engendrent dans des zoïdocystes pluriloculaires des zoïdes capables de les reproduire asexuellement. Mais nous pensons, sans avoir encore réussi à le prouver, que ces zoïdes pourraient également jouer le rôle de zoogamètes et former ainsi des zygotes qui produiraient de nouveaux thalles diploïdes.

En outre, nous avons constaté qu'il y a, chez cette espèce, la possibilité d'un cycle *monogénétique*, purement *diplophasique*. En effet, 10 à 15 % des zoïdes émis par les individus diploïdes, au lieu de se comporter comme des spores de passage, fonctionnent comme des gamètes, et les zygotes résultant de leur copulation doivent reproduire immédiatement de nouveaux thalles diploïdes.

On retrouverait ainsi chez le *Cylindrocarpus berkeleyi* la coexistence de deux sortes de cycles, l'un digénétique, l'autre monogénétique diploïde, qui doit exister, selon les travaux de KNIGHT (1923, 1929), chez les Ectocarpacées (*Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb. et *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm.). Cette coexistence peut être schématisée de la façon suivante :



CHAPITRE I

SAUVAGEAUGLOIA GRIFFITHSIANA

Cette espèce appartient à la famille des Chordariacées, dans l'ordre des Chordariales, qui est formé de Phéosporées hétérogénératées planogames. Effectivement, elle se présente sous la forme de plantes délophycées, qui sont des sporophytes; on verra plus loin que, dans son cycle, ceux-ci alternent avec des gamétophytes adélophycés, c'est-à-dire des prothalles à gamètes planogames. Nous avons aussi observé chez elle la production de remarquables pléthysmothalles, probablement haploïdes.

A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE (SPOROPHYTE)

1) *Habitat et distribution géographique*

Le genre *Sauvageaugloia* vit dans les régions tempérées. Il existe sur les côtes anglaises et sur les côtes françaises de la Manche et de l'Atlantique. Signalé autrefois par divers auteurs en Méditerranée, il y a été retrouvé récemment, en 1963, par G. SCHOTTER, à Banyuls (côte des Albères).

D'une façon générale, cette algue est peu commune. Elle croît sur les rochers battus, au niveau des basses mers, ou sur les pierres, dans des flaques, à mi-marée. Mais nous l'avons également récoltée en dragage, par 20 et 25 m de profondeur, à Camaret.

Une autre espèce existe au Japon, le *Sauvageaugloia ikomae* (Narita) Inagaki. D'après l'iconographie et la description données par INAGAKI (1958), elle paraît morphologiquement semblable à la nôtre, mais elle porte seulement des zoïdocystes pluriloculaires, alors que l'espèce européenne ne produit que des zoïdocystes uniloculaires (fig. 2).

2) *Cycle végétatif saisonnier et période de fructification*

Le *S. griffithsiana* est annuel et estival. Près du rivage il apparaît au mois de juin et disparaît au mois de septembre. Mais, en plongée, il a été trouvé jusqu'à la fin du mois d'octobre, par J. ERNST

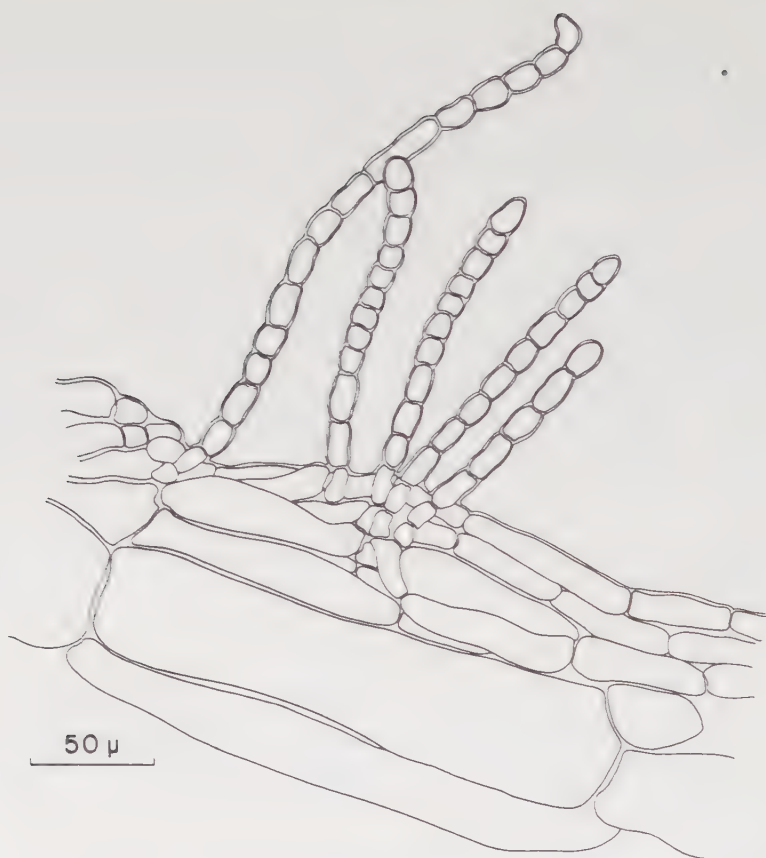


FIG. 1. — Plante délophycée; coupe longitudinale: disposition du faisceau de filaments axiaux, et des cellules périaxiales productrices de filaments assimilateurs.

en 1959, aux Duons, en même temps que d'autres Chordariales, à une profondeur de 5-6 m, fixé au rocher.

Les premières frondes récoltées dans la saison sont toujours stériles. C'est seulement fin juin ou début juillet, environ, qu'elles deviennent fertiles, et elles le demeurent ensuite jusqu'à la fin de leur existence. SAUVAGEAU (1927c) signale exactement le même cycle saisonnier pour le *Castagnea zosterae* Thur.

3) Description de la plante délophycée

GREVILLE (1833) a décrit ce genre d'après des échantillons provenant de Torquay (sud de l'Angleterre), sous le nom de *Mesogloia*

griffithsiana. Depuis, HAMEL (1931-1939) en a fait un genre distinct, en raison de sa structure interne, différente de celle des *Mesogloia* véritables.

Son thalle, ramifié et de couleur brun clair, adhère au substrat par un disque minuscule. Comme chez toutes les Chordariacées, il est mucilagineux, mais toutefois plus rigide que celui des *Mesogloia* et des *Castagnea*, avec une surface plus lisse. Sur son rameau primaire, les rameaux secondaires sont assez régulièrement opposés. Plus longs en général que le rameau primaire, ils se ramifient selon un mode plus ou moins nettement dichotomique.

Tous ces rameaux sont cylindriques, cladomiens et multiaxiaux, et composés d'un faisceau de filaments axiaux, d'une zone périaxiale et d'un revêtement de filaments assimilateurs. Les filaments axiaux, serrés les uns contre les autres, sont formés de grosses cellules très allongées. La zone périaxiale est réduite à une couche de

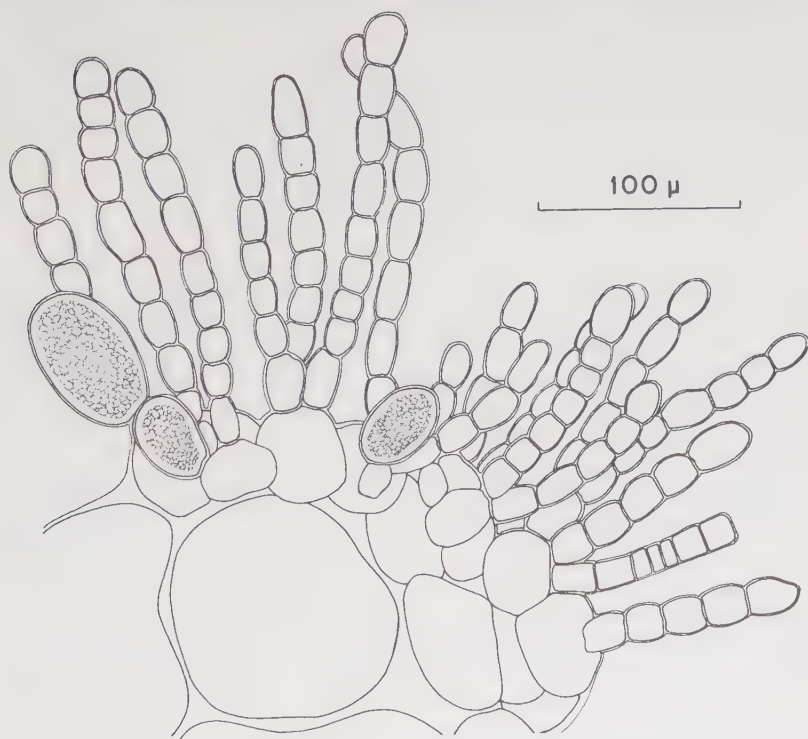


FIG. 2. — Coupe transversale dans un thalle de *S. griffithsiana* : les filaments assimilateurs sont insérés directement sur les cellules périaxiales, et portent à leur base les zoidocystes uniloculaires.

cellules plus réduites et beaucoup plus courtes, composant des filaments périaxiaux appliqués sur le faisceau axial (fig. 2). Les filaments assimilateurs sont insérés perpendiculairement à l'axe, les uns directement sur les filaments axiaux, les autres, par deux ou trois, sur les cellules des filaments périaxiaux qui portent des poils. Ils sont grêles, généralement simples, droits ou légèrement incurvés et formés d'un nombre variable de cellules : généralement de 7 à 10, mais parfois jusqu'à 18 ou 19. Leurs cellules contiennent de 4 à 6 chromatophores discoïdes, munis chacun d'un pyrénôide, et entourés de physodes de grande taille. Les poils sont très longs et hyalins. Dans les parties âgées du thalle les filaments axiaux entourent une lacune axiale, qui manque chez les *Mesogloia*, et d'autre part ceux-ci ont une zone périaxiale plus épaisse et plus complexe.

4) *Organes reproducteurs de la plante délophycée : zoïdocystes uniloculaires et zoïdes*

En Europe, le *S. griffithsiana* porte seulement des zoïdocystes uniloculaires. Ceux-ci sont produits par la cellule basale des filaments assimilateurs, sur laquelle ils sont sessiles. On les trouve sur toute la surface de la fronde.

a) Les zoïdocystes uniloculaires

A l'état jeune, ils sont ovoïdes (fig. 2), puis ils deviennent subsphériques lorsqu'ils arrivent à maturité. Leur diamètre est très variable suivant la taille des individus qui les produisent. Ils mesurent de $50 \times 65 \mu$ à $80 \times 100 \mu$. Leur paroi est d'abord formée de deux couches très minces, mais elle s'épaissit considérablement à mesure que mûrissent les zoïdes, par formation d'une couche intermédiaire gélifiée entre les deux premières.

Lorsque les zoïdes atteignent leur maturité complète, leur ensemble est fortement turgescent, et on les distingue très nettement, leurs stigmas brillant de tout leur éclat. C'est alors que se produit la déhiscence. Soudainement, une grosse hernie se fait aux dépens de la couche externe de la paroi, au sommet du zoïdocyste; la couche intermédiaire mucilagineuse s'y engouffre partiellement; presque aussitôt, du fait de la turgescence, la hernie se rompt, ainsi que la couche intermédiaire en dessous, et le contenu du zoïdocyste est expulsé en une masse serrée. Quelques instants plus tard les zoïdes, qui étaient jusque là ronds et immobiles, déploient leurs flagelles puis, l'un après l'autre, ils se détachent comme des flèches de cette masse et commencent à nager vivement mais d'un rythme très régulier par lequel on les reconnaît aisément.

b) Les zoïdes

Le premier caractère visible des zoïdes dans l'amas expulsé par chaque zoïdocyste, est la diversité de leur taille qui varie de $5-6 \times 3 \mu$ à $9 \times 5 \mu$; ils sont donc relativement gros. Ils possèdent un chromatophore unique large et lobé (fig. 3, a), appliqué contre leur surface, et pourvu d'un pyrénioïde et d'un stigma. Le pyrénioïde, de petite taille, est globuleux non pédicellé, et fait corps avec le chromatophore. Le stigma, au contraire, volumineux, est lenticulaire et souvent saillant. Près de sa base partent les flagelles : l'antérieur deux fois plus long que le zoïde, le postérieur à peine plus

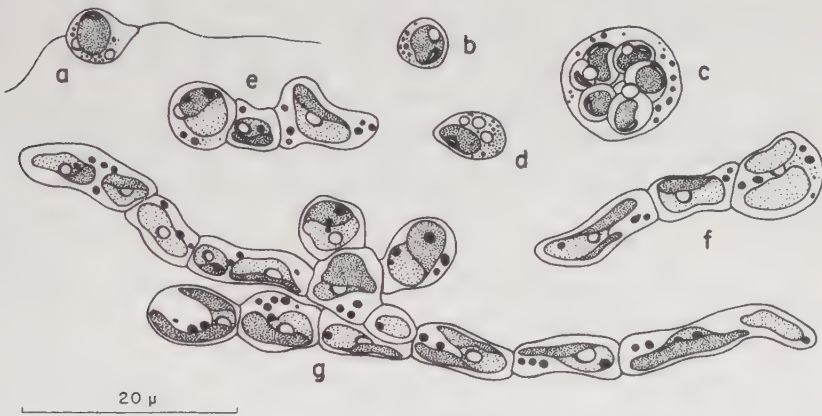


FIG. 3. — Développement des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires : a. zoïde biflagellé contenant un plaste muni d'un stigma et d'un pyrénioïde, et des physodes; b. embryospore; d. embryospore germant; c. pseudo-copulation de plusieurs zoïdes entourés d'une membrane commune; e et f. deux filaments très jeunes sur le point d'émettre un deuxième tube de germination; g. jeune prothalle très ramifié.

long que celui-ci. Les physodes sont abondants, et les uns, petits et punctiformes, les autres gros et globuleux (fig. 3, b et c). Tous riches en tannoïdes, ils prennent une couleur d'un bleu très franc lorsqu'on les colore vitalement au bleu de crésyle.

B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (= GAMÉTOPHYTES = PROTHALLES) ET LE CYCLE ONTOGÉNIQUE DU *S. griffithsiana*

Qu'il s'agisse de l'espèce européenne à zoïdocystes uniloculaires ou de l'espèce japonaise à zoïdocystes pluriloculaires, le cycle de cette algue n'avait pas encore été étudié. Nos recherches par la méthode des cultures, nous ont conduites aux résultats suivants.

Non seulement le *S. griffithsiana* est assez peu fréquent sur les côtes de Bretagne où nous l'avons récolté, mais encore il arrive parfois qu'en certains de ses habitats il disparaisse pendant plusieurs années consécutives, sans raisons apparentes. Signalé par FELDMANN (1954) dans le chenal de l'île de Batz, devant la Station Biologique de Roscoff, nous l'y avons recherché dès 1955, mais, malgré des marées faites systématiquement, nous ne l'avons trouvé, pour la première fois, qu'en 1958, dans une flaque exposée, découverte seulement à marée basse. La même année elle était récoltée à Beg-an-Fry, à l'Est de la baie de Morlaix (F. MAGNE), et l'année suivante, en plongée, aux Duons, sur des coquilles, à 5 m de profondeur (J. ERNST).

Nos cultures ont été faites à partir des plantes provenant de trois localités différentes : Roscoff, Beg-an-Fry, l'îlot des Duons (baie de Morlaix), durant trois années de suite.

Le comportement des zoïdes apparaît constant. Il amorce un cycle régulier, qui est long, puisqu'il ne se termine qu'après six mois. Mais il présente certaines particularités que nous décrirons plus loin.

1) *Le comportement des zoïdes de la plante délophycée et leur germination*

Ces zoïdes ne manifestent pas de phototactisme déterminé, ils nagent pendant des heures, dans tous les sens. Aucune copulation n'a été observée, aucun stade de copulation non plus, dans nos préparations. Pourtant, à plusieurs reprises, les zoïdes ont montré une curieuse tendance à s'agglomérer. D'une manière générale, arrivés au moment de se fixer, ils s'entassent sur les lames en plusieurs points, et forment des amas parfois volumineux. Mais dans certains cas leur comportement est différent : en nombre variable, par exemple, 4, 5 ou 6, ils s'accolent étroitement, sans se fusionner, et demeurent immobiles. Peu de temps après cette pseudo-copulation, encore pourvus de leurs stigmas, mais ayant perdu leurs flagelles, ils s'entourent d'une membrane commune, qui enveloppe tout le groupe, et dans laquelle ils éjectent des physodes (fig. 3, c). La taille des sphères ainsi délimitées va de 15 à 20 μ . Elles n'ont qu'une existence brève : toutes se désagrègent au bout de quelques heures.

Ces phénomènes semblent aberrants, mais ils sont, peut-être, des tentatives avortées de copulation. Leur fréquence dans les cultures de Phéophycées nous oblige à les signaler.

A part ces quelques cas, nous avons vu les zoïdes se comporter, dans leur grande majorité, comme des zoospores. Leur nage termi-

nee, ils se déposent sur le substratum, s'arrondissent et s'entourent d'une membrane (fig. 3, *b*). Vingt-quatre heures plus tard, ils ont ordinairement tous germé. Chacun émet alors, successivement, un ou deux tubes de germination, dans lesquels le chromatophore, d'abord unique, s'allonge, puis se divise (fig. 3, *d*), sa division pouvant soit précéder le cloisonnement des tubes, soit l'accompagner. Dans l'un et l'autre cas, après leur cloisonnement, les tubes germinatifs sont transformés en une file de cellules contenant chacune, habituellement, et du moins au début, un seul chromatophore (fig. 3, *e*, *f*, *g*).

2) *Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée : prothalles rampants et prothalles hétérotriches*

Le ou les filaments primaires, ainsi émis par la spore initiale, s'allongent et se ramifient de façon assez régulière. Dans une première étape de leur croissance, ils constituent des thalles filamenteux rampants, adélophycés (fig. 3, *g*), qui peuvent envahir toute la lame de culture, sous la forme d'un long cordon ramifié, ou demeurer de taille réduite. A partir du moment où leur croissance est à peu près terminée et lorsque leur maturité sexuelle est proche, on peut reconnaître que ces thalles sont de deux sortes, morphologiquement différentes, mais apparemment homologues, puisque toutes deux porteront des zoïdocystes pluriloculaires. Nous pouvons les considérer toutes les deux comme des prothalles : ceux de la première sorte sont des *prothalles filamenteux rampants* ne possédant que des filaments prostrés; les autres sont des *prothalles hétérotriches* composés à la fois de filaments prostrés et de filaments dressés. Les uns et les autres se sont développés assez lentement dans nos cultures, environ deux mois après le début de celles-ci.

a) *Les prothalles filamenteux rampants* (fig. 4, *a* et *b*)

Chacun d'eux se présente d'abord sous la forme d'un filament simple ou peu ramifié qui peut avoir de 200 à 600 μ de longueur. Environ deux mois plus tard, sur ce filament apparaissent des poils et des ébauches de rameaux dressés, mais chacune de ces ébauches se transforme très vite en un zoïdocyste pluriloculaire, soit pédonculé, avec pédoncule très court réduit à une ou deux cellules, soit sessile. En même temps, d'autres zoïdocystes, également pluriloculaires, peuvent se former à l'extrémité des filaments rampants.

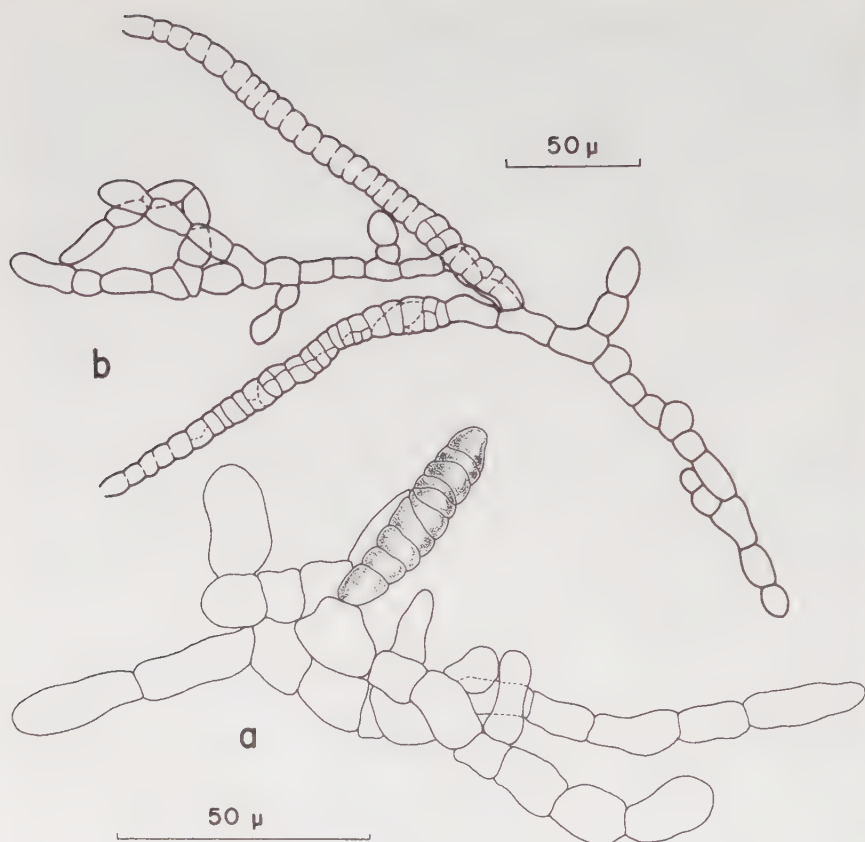


FIG. 4. — Deux prothalles filamenteux rampants fertiles, porteurs de zoïdocystes pluriloculaires.

b) Les prothalles hétérotriches (fig. 5, a et b)

Dans d'autres cas, tout aussi nombreux, les ébauches de rameaux dressés qui apparaissent sur le thalle prostré produisent, non pas immédiatement des zoïdocystes, mais des files de cellules dont la dernière, au sommet, subit une série de divisions longitudinales, et se transforme ainsi en un massif cellulaire. A partir de celui-ci, par un certain nombre de divisions transversales, se développent des rameaux filamenteux dressés, disposés en un bouquet (fig. 5, a). A un stade ultérieur, l'un de ces rameaux (quelquefois plusieurs) se transforme en une sorte de petite fronde cladomienne, uniaxiale (fig. 5, b). Il devient le filament axial de cette fronde, terminé par une zone de croissance trichothallique, surmonté d'un

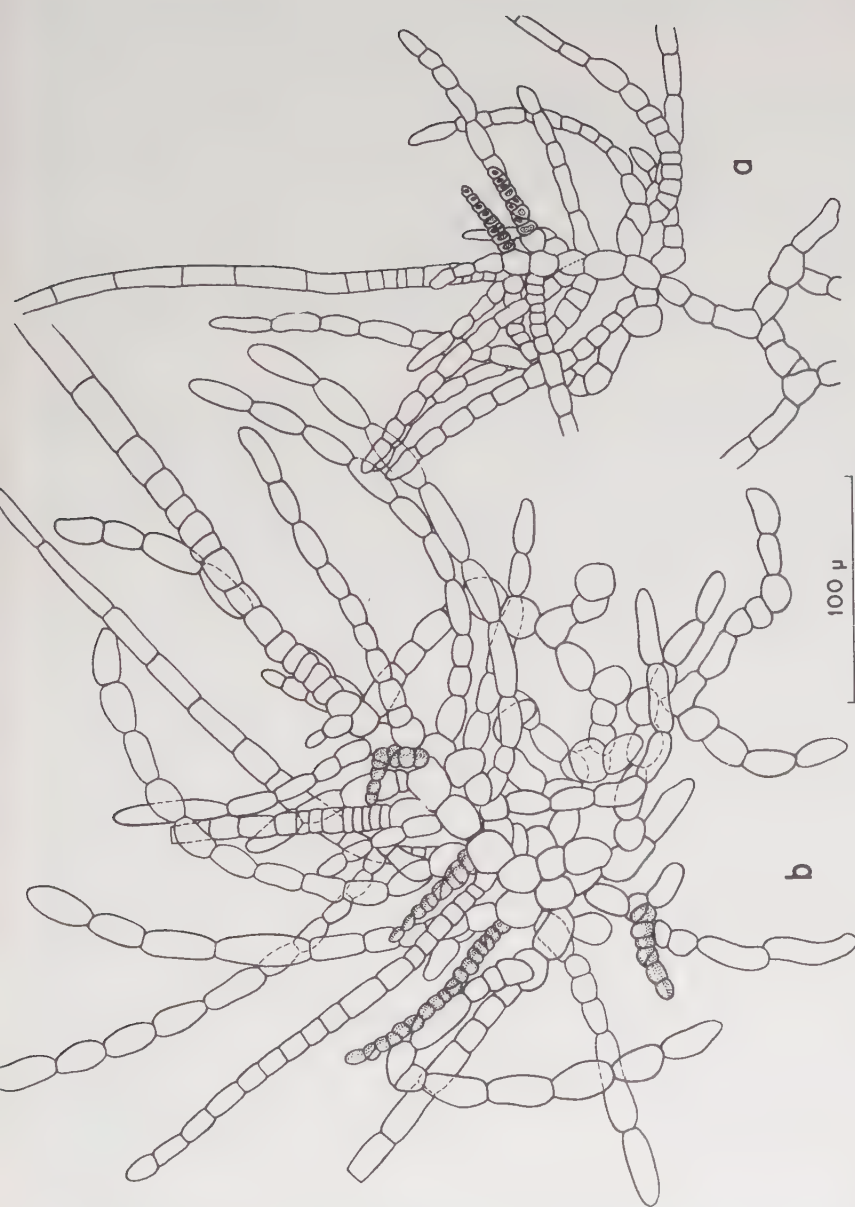


FIG. 5. — Deux stades de développement de prothalles hétérotriches, porteurs de zoöcystes pluriloculaires. Ils montrent un axe nettement délimité et terminé par un poil à croissance trichothallique.

poil, et il donne naissance à des rameaux pleuridiens latéraux, assez régulièrement opposés. A la base de ces derniers, ne tardent pas à apparaître des sporocystes pluriloculaires, ainsi que des poils.

Il ne fait aucun doute que la petite fronde ainsi formée est comparable à l'ébauche des frondes, également cladomiennes, mais plus grandes et multiaxiales, des thalles délophycés. Après son développement, contrairement au classique prothalle des Phéosporées hétérogénératées, le thalle adélophycé et prothallien obtenu n'est plus purement ectocarpoïde : il comprend une base rampante, seule ectocarpoïde, des bouquets pédicellés de filaments dressés et, insérées parmi ceux-ci, quelques petites frondes cladomiennes très simples ; en outre, le plus souvent les zoïdocystes ne sont portés que par celles-ci. Il est donc *hétérotriche*, et même en partie *cladomien* (1).

L'apparition de thalles aussi complexes dans la période d'éclipse d'une Phéophycée-Chordariale est de prime abord déroutante. Pourtant elle n'est pas singulière : dans nos cultures du *Chordaria flagelliformis* (CARAM, 1955), dont les thalles délophycés sont des sporophytes à zoïdocystes uniloculaires, nous avons en effet déjà constaté la présence de deux sortes de thalles adélophycés à zoïdocystes pluriloculaires, tout à fait comparables à ceux que nous venons de décrire chez le *S. griffithsiana*.

D'autre part, on peut expliquer assez aisément l'existence de ces deux sortes de thalles en constatant que, par rapport au thalle délophycé, elles peuvent résulter d'une tendance à la régression des frondes cladomiennes, et à une réduction de plus en plus complète de l'algue à sa base rampante. Dans les thalles délophycés, cette base est représentée par un filament initial, ramifié en forme de disque, qui a la valeur d'un protonéma stérile, et elle porte des frondes cladomiennes grandes et complexes, au contraire fertiles. Dans les thalles adélophycés hétérotriches, celles-ci existent encore, mais elles sont simples, uniaxiales, et demeurent petites. Dans les thalles adélophycés rampants, elles n'existent plus : seule est développée la base filamenteuse protonémienne, directement fertile. Tout se passe donc comme si, aux zoïdes issus des zoïdocystes de la plante délophycée, manquait un certain facteur nécessaire pour que, sur les thalles qu'ils engendrent s'effectue un bon développement des éléments et des cladomes. On verra plus loin que la formation de ces zoïdes s'accompagne d'une méiose et que, contrairement à la plante délophycée qui est diploïde, les plantes adélophycées, tout au moins les prothalles rampants, sont haploïdes : le fac-

(1) Si l'on emploie la terminologie de CHADEFAUD (1952, 1960), on dira qu'il est composé d'un protothalle complet, hétérotriche, portant des petits cladomes uniaxiaux, d'ordinaire seuls fertiles. Les prothalles rampants sont au contraire des protothalles incomplets, presque complètement réduits à leur partie prostrée.

teur qui empêche leur complet développement peut donc être lié au caractère seulement haploïde de leurs noyaux.

On remarquera, en outre, ici, que :

1) La partie rampante et protonémienne du thalle, formée la première, correspond à sa phase de jeunesse; la réduction plus ou moins complète des prothalles à cette seule partie a pour résultat final la production par elle des zoïdocystes; en conséquence cette réduction a, dans une certaine mesure, les caractères d'un phénomène de *néoténie* : le thalle devient fertile alors qu'il est encore au stade juvénile, et sans que soient développés les éléments dressés caractéristiques du stade adulte.

2) Le développement de petits cladomes sur certains des thalles adélophycés, dans nos cultures, peut tenir aux conditions qui y sont réalisées, et qui seraient capables de pallier, jusqu'à un certain point, les effets du facteur de régression empêchant la formation des éléments dressés.

L'existence ainsi établie de deux sortes de prothalles rappelle les phénomènes d'*hétéroblastie* découverts par SAUVAGEAU (1927). Toutefois, il ne s'agit pas ici d'hétéroblastie véritable par laquelle les deux sortes de prothalles se rattacheraient à des types morphologiques fondamentalement différents. Il s'agit seulement d'une *pseudo-hétéroblastie* due à une inégale inhibition des potentialités de développement de deux sortes de prothalles, par ailleurs morphologiquement du même type.

3) *Les organes reproducteurs des prothalles : zoïdocystes pluriloculaires et zoïdes*

a) *Les zoïdocystes pluriloculaires*

Sur les prothalles rampants, on a vu plus haut que chaque zoïdocyste peut avoir pour cellule-mère la cellule terminale d'un court filament dressé souvent réduit à un pédoncule bicellulaire, ou la cellule terminale d'un filament prostré, ou encore, sur un filament prostré, une cellule latérale séparée du filament par une cloison longitudinale et transformée en un zoïdocyste latéral sessile.

Dans tous les cas, par le jeu de mitoses successives, la cellule-mère se subdivise en cellules-filles qui deviennent les logettes du zoïdocyste. Les chromatophores se divisent au rythme des mitoses, ou parfois un peu plus vite (fig. 12, *d*). Quand la série des divisions transversales est terminée, on obtient un zoïdocyste unisérié, constitué par une file de 15 à 25 logettes (fig. 6, *a*). Mais bien plus souvent les divisions transversales sont suivies de cloisonnements longitudinaux, ce qui donne un zoïdocyste bisérié (fig. 8, *b*).

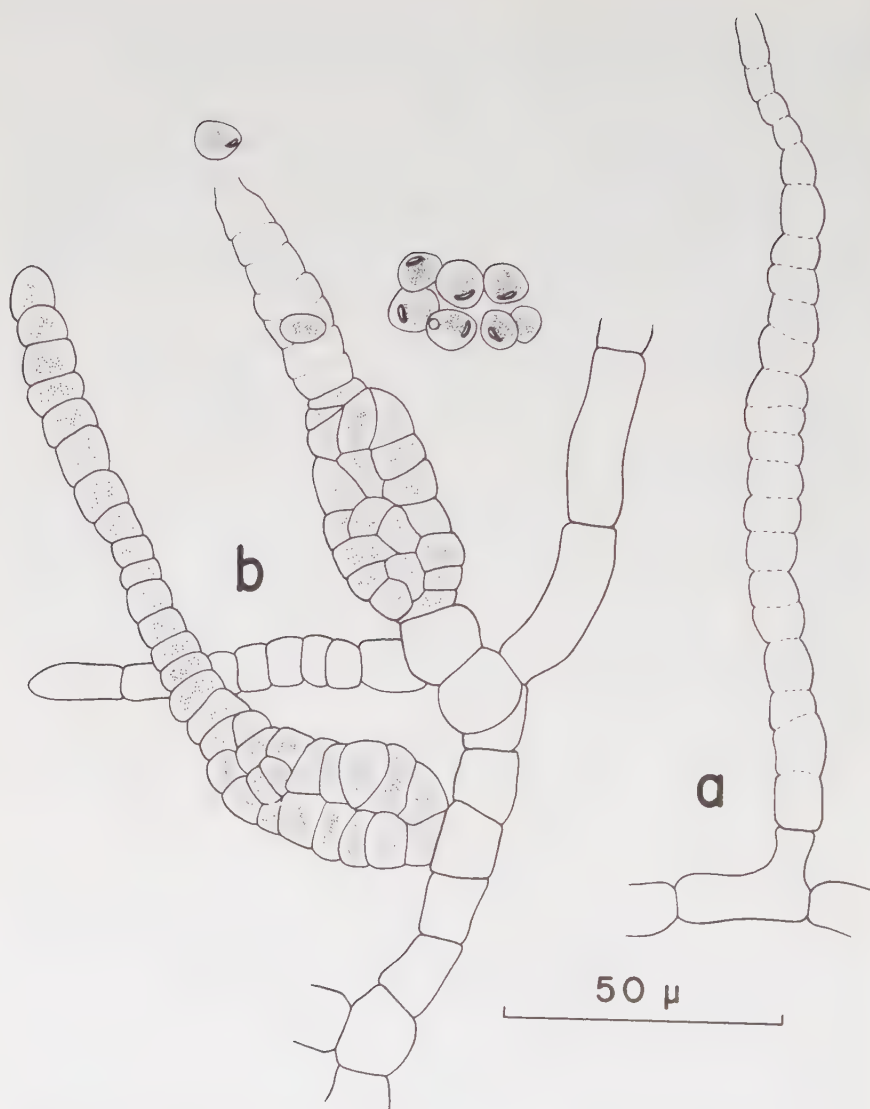


FIG. 6. — Zoidocystes pluriloculaires : a. du type simple, unisérié; b. du type *Liebmannia*, à multiples logettes, et très boursoufflé, émettant ses zoïdes.

Plus tard, encore, un grand nombre de divisions secondaires, irrégulières, peuvent se produire, multipliant les logettes et prêtant au zoïdocyste un aspect mûriforme ou celui d'un sac boursoufflé,

dans lequel on n'aperçoit presque plus les cloisons intérieures : il offre alors beaucoup de similitude avec les zoïdocystes du *Liebmannia leveillei* J. Ag. (fig. 6, b). La taille des zoïdocystes varie entre 60 et 140 μ .

Les zoïdocystes formés sur les prothalles hétérotriches sont bourgeonnés par les cellules de base des pleuridies. Ils sont en général assez minces, et demeurent le plus souvent unisériés. Dans l'ensemble, cette sorte de prothalle ne porte que peu de sporocystes, comme si son plus grand développement végétatif allait de pair avec une moindre fertilité.

b) Les zoïdes issus des sporocystes pluriloculaires

Les zoïdes sortent des sporocystes par la cellule terminale complètement ouverte (fig. 6, b). Nous n'avons pas vu trace de pores individuels sur les loges; par contre, les cloisons transversales des dernières cellules montrent nettement un pore médian, permettant la migration des zoïdes vers la cellule terminale par laquelle ils sortent. Mais il arrive souvent que la partie inférieure du sporocyste, généralement la plus divisée, ne se vide pas, de sorte que les zoïdes y meurent sur place.

Les zoïdes émis ne nagent pas longtemps; beaucoup s'arrondissent et se fixent aux abords du sporocyste d'où ils sont sortis (fig. 6, b). Leur taille diffère d'un zoïdocyste à l'autre, et aussi à l'intérieur d'un même zoïdocyste. Lorsqu'ils se sont arrondis, les plus petits ont 6 μ de diamètre et les plus gros environ 10 μ , comme les zoïdes des organes uniloculaires des plantes-mères. Tous sont également semblables à ceux-ci par leur morphologie et leur cyto-logie (fig. 7, a). Les uns fonctionnent comme des gamètes; les autres, bien plus nombreux, germent parthénogénétiquement.

4) Les zoïdes fonctionnant comme gamètes : les zygotes et leur germination

Aucune copulation n'a pu être effectivement observée entre les zoïdes des organes pluriloculaires des prothalles. Cependant, dans nos préparations, un certain nombre de « spores », arrondies et fixées, montrent deux chromatophores, portant chacun un stigma (fig. 7, b et c), et il est tout-à-fait probable qu'il s'agit de zygotes, résultant de la copulation de deux zoïdes fonctionnant comme gamètes. Ces présumés zygotes ont un diamètre de 7 à 10 μ et sont très riches en substance lipidique qui semble recouvrir d'une couche continue la face interne de leur paroi, et qui prend une teinte rose,

après coloration au Feulgen, peut-être comme si, à la façon du plasmalogène, elle contenait des aldéhydes d'acides gras (fig. 7, *g*, *h*, *i* et *k*).

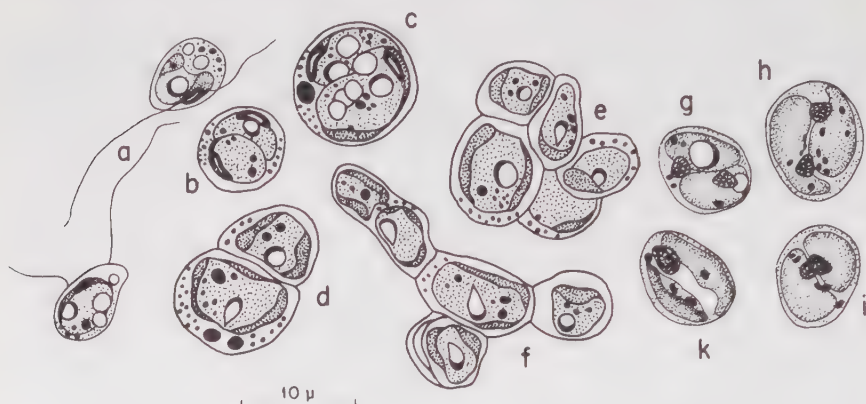
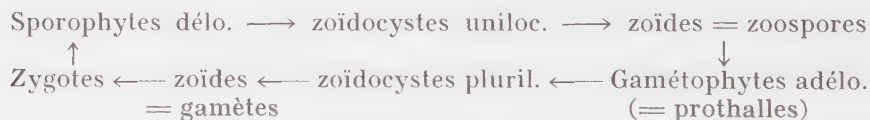


FIG. 7. — Les zoïdes des zoïdocystes puriloculaires fonctionnant comme gamètes : *a*. zoïdes; *b* et *c*. zygotes contenant chacun un plaste avec son stigma et son pyrénoïde, et gouttelettes lipidiques (visibles en *c*); *d*. développement du zygote, par émission d'un seul tube de germination; *e*. développement du zygote, par émission de nombreux tubes de germination; *f*. un jeune protonéma. *g* à *k*. zygotes fixés et colorés (réaction de Feulgen), âgés de 48 heures : *g* et *h*. caryogamie différée; *i*. fusion des noyaux; *k*. caryogamie consommée.

Ces zygotes germent après un temps de repos varié : de 24 à 48 heures. Ils donnent naissance à un filament qui, selon le processus habituel, s'allonge, se ramifie (fig. 7, *d* et *f*) et produit ainsi un protonéma rampant discoïde (pl. I, photo 1). Le zygote peut aussi émettre plusieurs tubes de germination à la fois, ce qui nous paraît traduire une tendance à former des disques vrais. Mais, en effet, par suite de l'irrégularité des filaments émis, il n'est produit que des formations pseudo-discoïdes (fig. 7, *e*).

Du protonéma naissent ensuite les frondes dressées d'un thalle délophycé, c'est-à-dire d'un sporophyte. Ainsi se trouve bouclé un cycle comportant l'alternance de sporophytes et de gamétophytes, cycle qui peut être représenté par le schéma suivant :



5) *Les zoïdes parthénogénétiques fonctionnant comme spores : leur « impuberté » (1) et les pléthysmothalles*

En réalité un grand nombre (sans doute 50 % environ) des zoïdes émis par les zoïdocystes pluriloculaires des prothalles, au lieu de copuler, germent directement à la façon de spores. Ils se comportent alors comme l'ont fait les zoïdes de la première génération, c'est-à-dire qu'ils engendrent, par le même mécanisme, des thalles adélophycés de deux sortes, semblables à ceux dont ils sont issus, et pareillement producteurs de zoïdocystes pluriloculaires.

On peut admettre que les zoïdes dont la germination est ainsi apogame sont frappés d'« impuberté ». En outre, ils transmettent celle-ci aux thalles adélophycés qu'ils engendrent : il nous a en effet paru que les zoïdes produits par ces thalles sont toujours apogames, et qu'ils germent directement, pour produire une nouvelle génération de thalles adélophycés, « impubère » elle aussi. Plusieurs générations successives de thalles adélophycés « impubères » peuvent de la sorte être obtenues.

Nous affirmons que les zoïdes ainsi réputés « impubères » sont incapables de copuler parce que, ayant isolé un certain nombre de prothalles fertiles, dans différentes boîtes de Pétri, nous avons constaté que, dans certaines des boîtes, aucun sporophyte n'apparaissait jamais. Tant que les conditions de vie demeuraient favorables, ces prothalles se maintenaient vivants et continuaient à se reproduire asexuellement; ils auraient donc été capables de perpétuer l'espèce presque indéfiniment.

Le problème posé par ces zoïdes et ces thalles « impubères » se retrouve souvent dans les cultures de Phéophycées. Il s'est posé chaque fois que nous avons obtenu des thalles adélophycés fertiles à partir de zoïdes des prothalles germant asexuellement à la façon de spores. Sauf dans un seul cas, celui du *Stictyosiphon adriaticus* qui sera étudié plus loin, nous n'avons jamais, en effet, vu de pareils thalles reproduire des sporophytes.

Bien qu'ils soient morphologiquement semblables aux prothalles, ces thalles « impubères » ne sont pas des prothalles véritables : ce sont tout au plus des « prothalles latents », dont l'aptitude à produire des zoïdes à fonction de gamètes est bloquée. Nous pensons qu'il s'agit de *pléthysmothalles*, dans le sens que SAUVAGEAU

(1) Le terme d'*impuberté* que nous employons ici n'est peut-être pas tout à fait exact, mais il fait suffisamment image, à notre sens, pour représenter de façon frappante le phénomène dont il s'agit. Il désigne l'inaptitude d'un être à produire des gamètes fonctionnels; nous pensons qu'on peut qualifier d'*impubères* des gamètes qui, tels ceux du *S. griffithsiana*, sont incapables, au moins provisoirement, de copuler. Notons que cette incapacité ne les empêche pas d'assurer la pérennité de l'espèce, puisqu'ils germent parthénogénétiquement. Autrement dit, ce sont des zoïdes *apogames*.

(1932) a donné à ce mot, et qu'ils conservent cette qualité tant que n'a pas été levée l'inhibition qui empêche leurs zoïdes d'être des gamètes.

L'existence de ces pléthysmothalles complique le cycle du *S. griffithsiana* dans lequel, à l'alternance de sporophytes et de gamétophytes, s'ajoute la possibilité pour ceux-ci d'engendrer, par une partie de leurs zoïdes, des pléthysmothalles, qui eux-mêmes ensuite se reproduisent directement par leurs zoïdes, asexuellement et indéfiniment. La figure 11 représente schématiquement ce cycle chargé de cette complication et tel qu'il a été suivi dans nos cultures.

On remarquera qu'il est semblable à celui, pareillement compliqué par la production de pléthysmothalles, qu'a observé HYGEN (1934) chez la Spermatochnacée *Sphaerotrichia divaricata* (Ag.) Kylin (sous le nom de *Nemacystus divaricatus* (Ag.) Hygen).

C) LE DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE DANS LES CULTURES

Comme il est dit plus haut, engendrée par un « présumé » zygote, cette plante se compose d'un protonéma et de frondes dressées.

1) *Le protonéma : son développement et la production des frondes*

Le filament primaire engendré par ce que nous supposons être un zygote donne un protonéma composé d'un filament protonémien rampant, ramifié ou non, et producteur de pseudo-disques (Pl. I, 1).

Ceux-ci ne montrent aucune symétrie radiale. Ce sont des massifs cellulaires individualisés, à base pseudo-parenchymateuse, produits par d'abondantes ramifications de quelques cellules du filament protonémien, distribuées tout au long de celui-ci. Disposées d'abord dans un seul plan, ces ramifications, en se développant, se répartissent ensuite dans plusieurs plans parallèles plus ou moins horizontaux, augmentant ainsi l'épaisseur des pseudo-disques (fig. 9). Ce mécanisme se produit en des points si rapprochés, la plupart du temps, que les pseudo-disques finissent par être confluent.

Selon l'allongement du filament primaire, les protonémas sont plus ou moins étendus. Leurs cellules sont très globuleuses et plus fortement pigmentées que celles des jeunes frondes auxquelles ils donnent naissance. Elles possèdent ordinairement deux phéoplastes, parfois trois.

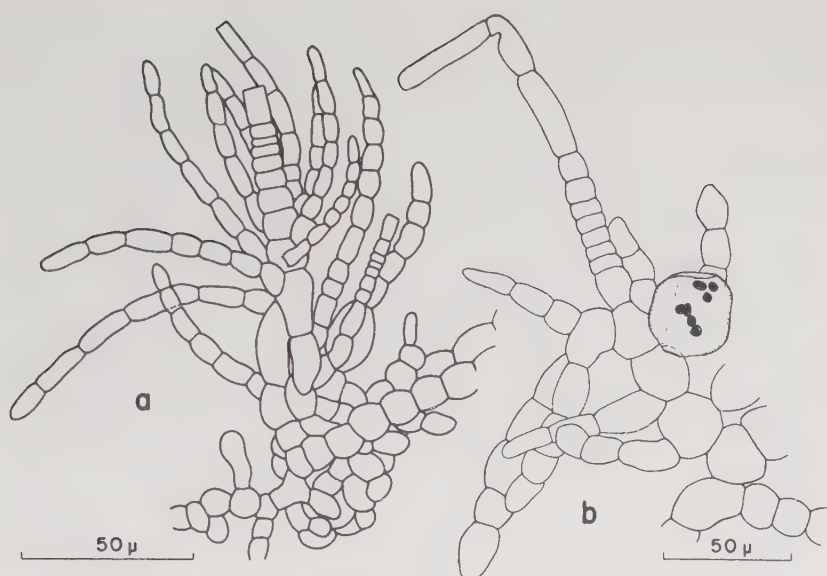


FIG. 8. — Deux jeunes plantes délophycées de culture : a. formée de deux axes primaires accolés (cladomes), portant chacun un poil à croissance trichothallique et quelques filaments assimilateurs (pleuridies); b. réduite à un cladome primaire, rudimentaire et peu ramifiée mais déjà porteuse d'un zoïdocyte uniloculaire (vidé).

C'est sur des disques analogues que se développe aussi le sporophyte du *Chordaria flagelliformis*.

Les protonémas ainsi constitués restent « dormants » pendant une assez longue période et les frondes dressées ne font leur apparition que six mois environ après le début des cultures. A ce moment on peut observer, sur le protonéma, de nombreux rameaux dressés, composés d'une seule file de cellules. Au sommet de chacun d'eux apparaît généralement un poil terminal (fig. 8, a), mais ce poil fait parfois défaut. Ces filaments sont de jeunes axes cladomiens.

2) La croissance et le développement des frondes dressées

Le développement de chacune des frondes cladomiennes composant le sporophyte du *S. griffithsiana* est amorcé par des divisions transversales, simultanées, de quelques cellules du protonéma, en un point de celui-ci. Cette intense activité transforme l'ensemble de ces cellules en une zone de croissance trichothallique qui engendre, à partir de chacune des cellules, vers le haut, un poil long et inco-

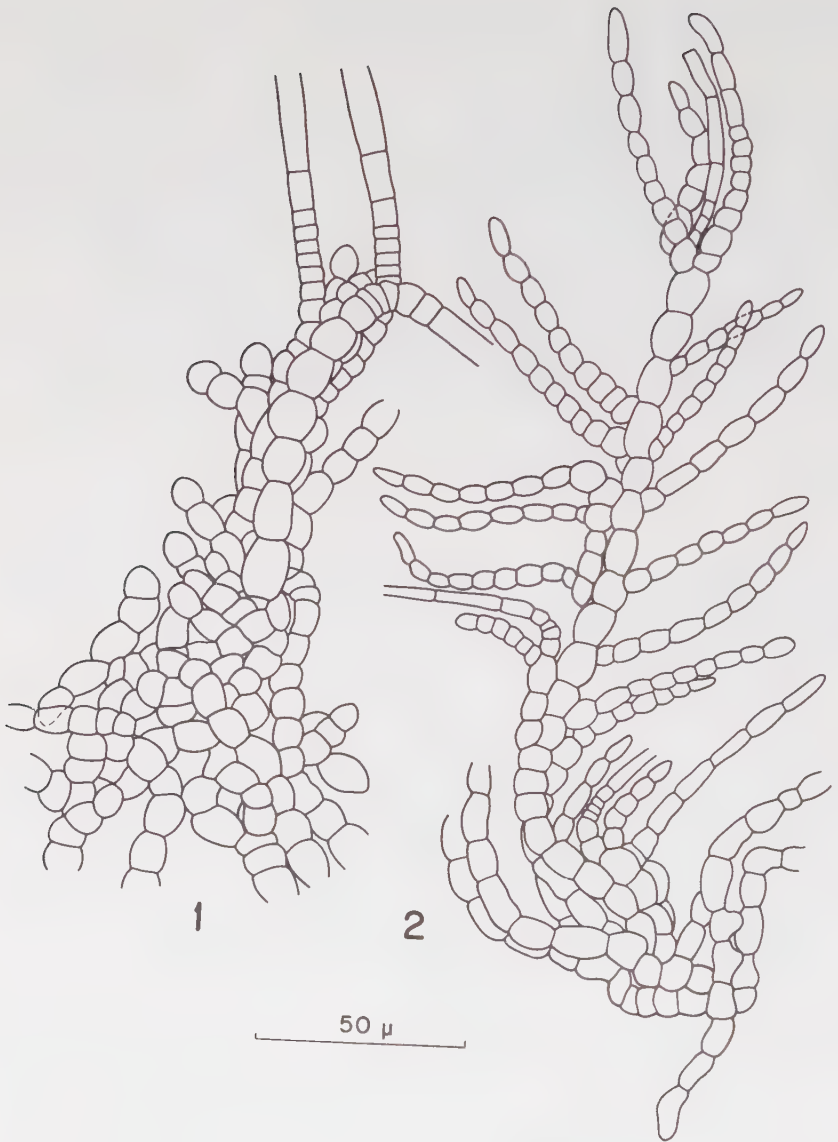


FIG. 9. — Frondes délophycées de culture : 1. multiaxiale (trois cladomes primaires accolés), émergeant de la masse cellulaire protonémienne; 2. uni-axiale, par croissance inégale des cladomes primaires (dont on aperçoit deux autres à la base), portant sur ses flancs des pleuridies corticales ascendantes et descendantes, futurs filaments périaxiaux. La croissance est monopodiale pour les deux.

lore, et vers le bas un filament monosiphoné qui est un axe cladomien. Par leur coalescence, les filaments axiaux ainsi formés constituent le faisceau axial de la fronde qui, en se développant, se garnit d'un revêtement pleuridien.

Dans certains cas, le rythme de développement des divers filaments axiaux n'est pas synchrone. On observe alors parfois une croissance plus active de l'un d'eux qui, de la sorte, se dégage de l'ensemble. Cela permet de suivre avec précision le mode de développement des filaments axiaux et des pleuridies, particulièrement reconnaissable sur le filament ainsi dégagé (fig. 9 et pl. I, 1).

Ces filaments deviennent chacun l'axe d'un cladome uniaxial (fig. 10). Ils sont terminés par un poil, ont une croissance trichothallique, et sont formés de cellules très modérément allongées. Leurs flancs portent des pleuridies de deux sortes, les unes simples, les autres corticantes. Les premières sont réduites à un filament pleuridien unique, assimilateur, non ramifié, à cellules un peu allongées. Ces pleuridies sont plus ou moins longues sans que cela soit en rapport défini avec leur situation sur le filament axial : celles du bas et celles du sommet peuvent, par exemple, être plus longues que les autres ; de même, des pleuridies courtes peuvent être intercalées irrégulièrement entre des pleuridies longues. Les pleuridies corticantes sont plutôt des petits cladomes secondaires très courts ou brachycladomes (1)), remplaçant chacun une pleuridie simple. Leur axe est un filament périaxial réduit à un petit nombre de cellules (de 3 à 5 souvent), grosses et courtes ; allongé parallèlement au filament axial proprement dit, il est appliqué de toute sa longueur sur celui-ci, et il porte un poil à son sommet, ainsi qu'une ou plusieurs pleuridies simples sur sa face externe.

L'examen des frondes cladomiennes normales, multiaxiales, montre qu'elles sont formées par l'agglomération de cladomes uniaxiaux, semblables à celui qui vient d'être décrit, et pareillement porteurs de pleuridies simples et de brachycladomes corticants (fig. 9, 2 et pl. I, 2). Autour du faisceau de filaments axiaux de la fronde, les axes de ces brachycladomes sont des filaments périaxiaux formant la zone périaxiale, à cellules grosses et courtes ; les pleuridies simples portées les unes par les filaments axiaux, les autres par les filaments périaxiaux composent un cortex pleuridien.

Généralement, la croissance de la jeune fronde est régulière et, après un mois, elle possède déjà un faisceau axial bien constitué (pl. I, 2 et 3), très abondamment garni de pleuridies simples très longues, ainsi que de poils incolores extrêmement développés. Sur les frondes arrivées au maximum de la taille qu'elles pouvaient

(1) Nous empruntons ce terme, encore inédit, à notre camarade, M.-Th. HALOS qui, dans un travail sur les Céramiacées, vient de le créer.

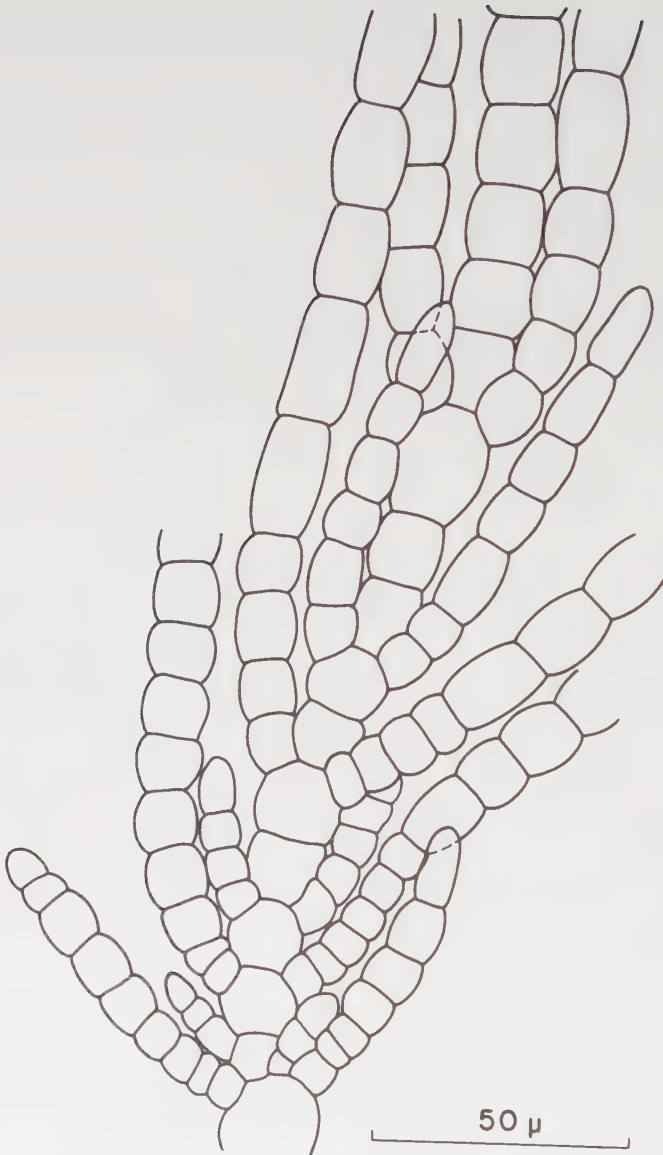


FIG. 10. — Sommet d'une fronde délophycée des stations naturelles montrant un mode de croissance et de ramification semblable à celui de la fig. 9, 2.

atteindre dans nos cultures, tous leurs rameaux, aussi bien terminaux que latéraux, étaient demeurés libres; elles ne s'étaient jamais entourées de la gaine mucilagineuse qui les enrobe dans la nature (pl. I, 3). Les cellules des jeunes sporophytes ainsi développés ont les mêmes caractères cytologiques que celles des plantes-mères des cultures.

Le mode de croissance que nous venons de décrire rappelle celui que nous avons observé chez le *Chordaria flagelliformis* (CAM, 1955), au Danemark, et que nous retrouverons chez le *Sauvageaugloia chordariaeformis*, en France (voir Ch. II). D'autre part, la structure et la croissance des filaments axiaux sont très semblables à celles que décrit SAUVAGEAU (1927c) pour la plante délophycée du *Castagnea zosterae*.

Cependant, contrairement à ce qu'avait obtenu cet auteur, et d'autres après lui, pour des espèces de la même famille, nous n'avons jamais vu se former de vrais disques dans nos cultures, mais seulement des pseudo-disques. Nous reviendrons plus loin sur ce problème. Remarquons seulement que ces pseudo-disques sont toujours de taille assez réduite: il est possible que cela résulte, chez le *S. griffithsiana*, d'une tendance à la réduction du protonéma.

Nos cultures nous ont d'ailleurs aussi révélé une tendance à la réduction des frondes cladomiennes, comparable à celle qui, sans doute par un phénomène de néoténie, a réduit les prothalles à l'état hétérotriche, ou à l'état purement rampant, ainsi qu'on l'a supposé plus haut. En effet, sur beaucoup des sporophytes obtenus dans nos cultures, les filaments axiaux des frondes, au lieu d'être réunis pour former des cladomes multiaxiaux, demeuraient séparés et ne prenaient qu'un développement très limité. Cela donnait des sporophytes réduits à un protonéma porteur de frondes uniaxiales souvent rudimentaires, mais devenant rapidement fertiles, et donc organisés comme les prothalles hétérotriches (fig. 8, *b* et pl. I, 4).

L'existence de tels sporophytes constitue une justification de l'hypothèse que nous avons formulée au sujet des prothalles, en supposant que leur développement demeurerait incomplet, par un phénomène de *néoténie*.

3) La fertilité des frondes dressées

Ces frondes se sont développées avec beaucoup de régularité et elles ont atteint 5 mm environ, après deux mois. A ce moment, plusieurs portaient des zoidocystes uniloculaires, qui étaient rares, mais tous très gros par rapport à la taille du jeune sporophyte. Comme dans la nature, ils naissaient normalement à l'aisselle d'une

pleuridie (pl. I, 5), et étaient de forme sphérique, identiques en tous points à ceux des plantes délophycées des stations naturelles.

Des zoïdocystes uniloculaires produits par les sporophytes, se sont échappés des zoïdes, semblables à ceux des plantes-mères. Ces zoïdes ont redonné des prothalles qui, pareils à ceux que nous avons décrits plus haut, ont à leur tour engendré des pléthysmothalles. Ceux-ci subsistent encore dans nos cultures; ils produisent constamment des zoïdocystes pluriloculaires, à zoïdes toujours parthénogénétiques, de sorte qu'il n'y a pas eu réapparition de sporophytes.

D) LE CYCLE CARYOLOGIQUE DU *Sauvageaugloia griffithsiana*

Nous avons fait l'étude caryologique, d'une part des deux générations obtenues en culture et, d'autre part, de plantes délophycées, récoltées à l'état très jeune à Beg-an-Fry (côte Nord du Finistère).

Le noyau au repos mesure environ de $4 \text{ à } 6 \mu \times 2 \text{ à } 3 \mu$. Sa taille varie avec celle des filaments et des plantules qui, dans les cultures, est sujette à des fluctuations.

Nous n'avons pu observer que des débuts de méiose, toujours localisée dans les cellules initiales des zoïdocystes uniloculaires, sur des sporophytes des cultures.

La mitose végétative est visible dans les filaments haploïdes des prothalles, et mieux encore lors des divisions transversales et longitudinales des zoïdocystes pluriloculaires. De même, les jeunes thalles diploïdes montrent de nombreux stades de divisions nucléaires, particulièrement dans la région de croissance trichothallique des premiers filaments.

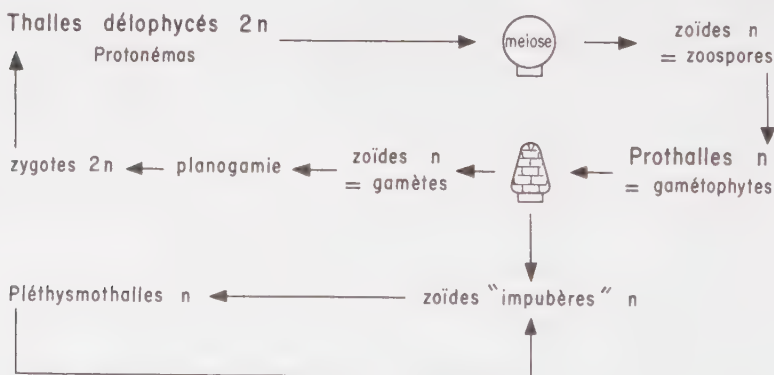


FIG. 11. — Cycle digénétique du *S. griffithsiana*, schématisé.

1) La mitose dans les sporophytes

Dans les jeunes frondes dressées des sporophytes, les divisions nucléaires et cellulaires intercalaires sont très nombreuses à la base des poils. Elles le sont aussi dans les pleuridies naissantes. Leur examen nous a montré qu'il y a alors dans les noyaux $2n = 18$ ou 20 chromosomes (fig. 12, *a* et *b*). C'est là le nombre diploïde de chromosomes, comme permet de le supposer la nature sporophytique de la plante délophycée, et comme le confirment les numérations chromosomiques dans les prothalles, ainsi qu'on va le voir.

2) La méiose dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes

Quand un rameau pleuridien d'un sporophyte bourgeonne, à partir de la cellule basale, la cellule-mère d'un sporocyste uniloculaire, le cytoplasme de celle-ci apparaît très densément granuleux

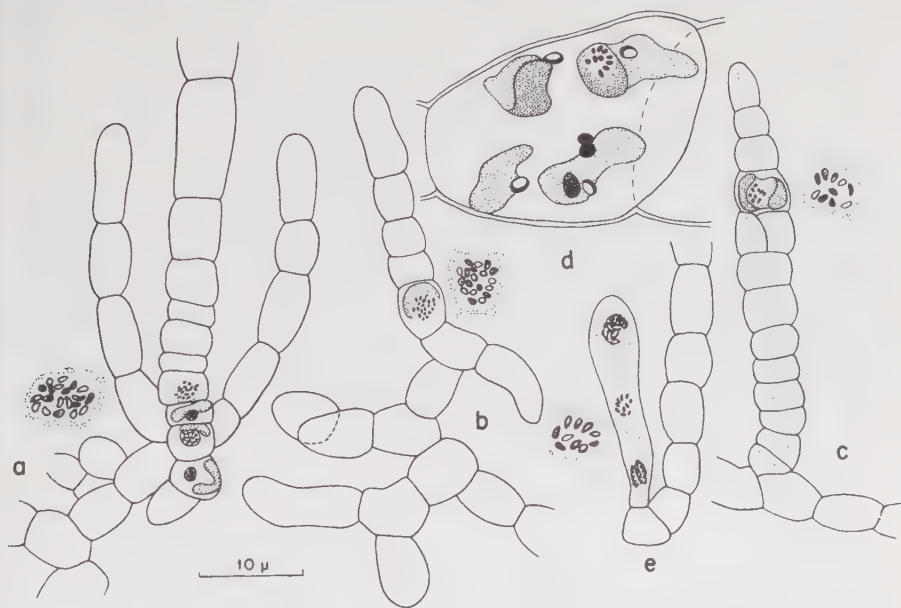


FIG. 12. — Stades de mitose dans les frondes délophycées et adélophycées de culture : *a*. à la base du poil terminal d'un très jeune cladome primaire; *b*. à la base d'un autre cladome primaire; tous deux portent $2n = 19$ et 20 chromosomes; *c*. division d'une loge d'un zoïdocyste pluriloculaire; *d*. première division dans une cellule prothallienne, présidant à la formation d'un zoïdocyste pluriloculaire; *e*. premières divisions dans un zoïdocyste uniloculaire d'une plante délophycée; les trois montrent le nombre haploïde de chromosomes $n = 10$.

et très chromatique, et les plastes y sont à peine visibles (fig. 13). Le noyau est nettement plus gros que dans les autres cellules des cladomes; son diamètre, en début de prophase, est de $5\ \mu$. Par contre, son nucléole est d'ordinaire très petit. La cellule-mère elle-

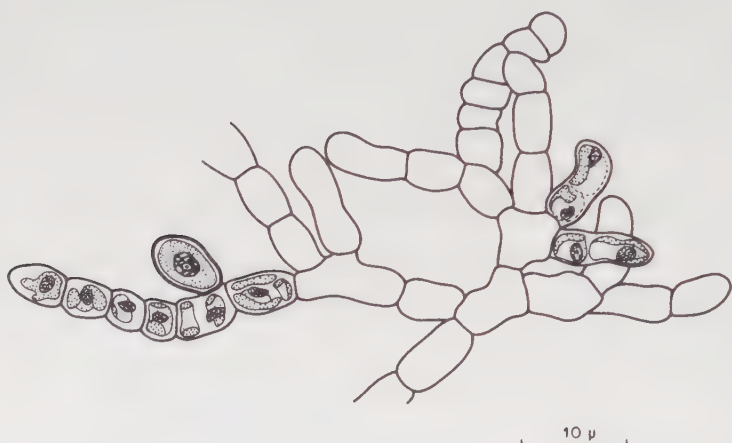


FIG. 13. — Cellule-mère d'un zoöcyste uniloculaire, sur une jeune fronde de culture, au début de la première division réductionnelle.

même est à peu près deux fois plus large que les cellules cladomiennees végétatives. Ensuite, la première mitose doit être hétérotypique. Nous n'avons malheureusement pas pu l'observer, mais dans de jeunes sporocystes au stade post-réductionnel, nous avons pu étudier des noyaux en division, qui nous en ont montré les résultats. Deux d'entre eux étaient en anaphase, un autre en fin de prophase, et tous contenaient seulement $n=10$ chromosomes, bien individualisés et légèrement oblongs (fig. 12, e).

3) La mitose dans les prothalles

C'est dans les filaments haploïdes et les jeunes zoöcystes des prothalles que les mitoses sont le plus aisément déchiffrables, en raison du petit nombre de chromosomes présents. Nous la figurons surtout dans des zoöcystes au stade des divisions secondaires des logettes, pendant lequel elle est fréquemment visible. Les plaques pro-métaphasiques portent $n=9$ ou 10 chromosomes, bien étalés dans un plan (fig. 12, c). L'unique chromatophore des cellules en division montre en son milieu un étranglement caractéristique pré-ludant à division, et la cytodièrese est amorcée par la formation

d'un bourrelet annulaire sur la face interne de la paroi cellulaire. La division du chromatophore précède souvent celle du noyau.

Un autre stade de prophase avancée, saisi au cours de la première mitose, dans un sporocyste pluriloculaire né directement d'un filament prostré du prothalle, nous a montré également 10 chromosomes (fig. 12, d).

En définitive, notre examen caryologique du sporophyte délophycé de la nature, comme celui du sporophyte développé en culture, ainsi que du gamétophyte, révèle qu'il y a méiose dans les sporocystes uniloculaires des sporophytes, que ceux-ci sont diploïdes, avec $2n =$ environ 20 chromosomes, et que les gamétophytes sont au contraire haploïdes, ainsi que les zoïdes de leurs sporocystes pluriloculaires, avec $n =$ environ 10 chromosomes.

Ces résultats confirment qu'une copulation doit bien avoir lieu entre certains des zoïdes des sporocystes pluriloculaires, ainsi que nous l'avait fait supposer la présence d'embryospores à aspect de zygotes, et bien que cette copulation elle-même n'ait pu être observée directement.

E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

D'après ce qui précède, le *Sauvageaugloia griffithsiana* des côtes françaises possède un cycle *digénétique* comportant l'alternance de *sporophytes délophycés diploïdes*, à $2n =$ environ 20 chromosomes, producteurs de zoospores méiotiques dans des zoïdocystes uniloculaires, et de *gamétophytes adélophycés*, ou *prothalles haploïdes*, à $n =$ environ 10 chromosomes, producteurs de zoogamètes dans des zoïdocystes pluriloculaires. Les zoospores des sporophytes sont des spores de passage, génératrices des prothalles. En copulant par planogamie isogame, les zoogamètes des prothalles forment des zygotes diploïdes, qui reproduisent des sporophytes. En outre :

a) Les *sporophytes* sont formés d'un protonéma rampant, et de frondes dressées, cladomiennes ou multiaxiales, seules porteuses des zoïdocystes. Se manifestent chez eux :

1) probablement une tendance à la réduction du protonéma, qui

1) probablement une tendance à la réduction du protonéma, qui dans nos cultures n'a jamais formé un disque véritable, myrioméioïde;

2) une certaine tendance aussi à la réduction des frondes dressées, qui dans nos cultures sont assez souvent uniaxiales, très médiocrement développées, et alors porteuses d'un zoïdocyste unique.

La réduction des frondes dressées traduit une tendance à la *néoténie*, c'est-à-dire à la réduction du développement des éléments dressés, caractéristiques de l'état adulte normal, et à la sporulation précoce des ébauches de frondes qui en résultent.

b) Les *prothalles* paraissent avoir subi les effets de cette même tendance à la *néoténie*, mais de plus ils présentent un phénomène de *pseudo-hétéroblastie* dû à ce que cette tendance ne se manifeste pas toujours complètement. Si ses effets sont incomplets, ils sont *hétéotriches* et alors formés d'une partie rampante, comparable au protonéma des sporophytes, et de petites frondes dressées, cladomienues et uniaxiales, peu développées. Ils sont ainsi morphologiquement assez comparables aux sporophytes à frondes réduites observés dans nos cultures. Quand la réduction néoténique est au contraire complète, ils sont à peu près totalement *rampants*.

c) Une partie des gamètes émis par les zoïdocystes pluriloculaires des *prothalles* ne copulent pas, parce qu'ils sont « impubères », un « facteur d'impuberté » empêche leur copulation, mais permet leur germination immédiate par apogamie. Celle-ci donne des *pléthysmothalles*, morphologiquement semblables aux *prothalles*, et sans doute pareillement haploïdes, mais auxquels les zoïdes ont transmis ce même facteur, de sorte qu'ils ne produisent, dans leurs sporocystes pluriloculaires, que des zoïdes inaptes à la copulation. Par ces derniers, ils se reproduisent directement et asexuellement, et on peut en obtenir de nombreuses générations agames.

Cela signifie cependant non pas que la levée de l'impuberté qui les caractérise ne se produise jamais, mais simplement que nos cultures ne nous ont pas permis de l'observer.

d) Certains des zoïdes des *prothalles* étant « impubères », il y a, *en apparence*, en ce qui concerne le comportement de ces zoïdes, la possibilité de fonctionner soit comme gamète, soit comme spores, et donc une indétermination. Mais cela est sans doute plus apparent que réel, car ce comportement semble dépendre non pas simplement des conditions ambiantes, mais plutôt de la présence ou de l'absence d'un facteur *interne* héréditaire, qui est un facteur d'« impuberté » (ou peut-être de « puberté »).

C'est la première fois qu'un cycle digénétique, avec les particularités qui viennent d'être résumées, a été observé pour le *S. griffithsiana* de nos côtes. Parmi ces particularités, et en dehors de la production de *pléthysmothalles* agames, le dimorphisme des *prothalles* est la plus remarquable, en raison de l'aspect inattendu qu'affecte l'une des deux formes.

CHAPITRE II

SAUVAGEAUGLOIA CHORDARIAEFORMIS

Comme la précédente, cette espèce est une Chordariale, Chordariacée. Elle devrait donc avoir un cycle d'Hétérogénératée, avec des sporophytes délophycés, des gamétophytes prothalliens, et des zygotes formés par planogamie. Mais un tel cycle n'a pu être observé, et nous avons supposé que, s'il existe, il doit coexister avec un autre cycle tout-à-fait différent, monogénétique et à phase unique diploïde.

A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE ET SUR SA BIOLOGIE

1) *Habitat et distribution géographique*

C'est dans les flaques des niveaux élevés, ou à mi-marée que vit le *Sauvageaugloia chordariaeformis*, fixé directement sur les rochers, ou sur les pierres et les coquilles. Il est donc régulièrement plus ou moins longuement émergé chaque jour, même en dehors des périodes de grande marée.

Il n'est pas rare le long des côtes françaises de l'Atlantique et de la Manche. Nous l'avons récolté un peu partout sur les plages du littoral breton. Par contre, jusqu'à présent, nous ne l'avons jamais obtenu en dragage.

2) *Cycle végétatif saisonnier dans la nature et fructification*

Cette algue apparaît assez fugitivement, sous sa forme délophycée, de juillet à octobre seulement, la première quinzaine d'octobre étant apparemment sa dernière limite. C'est donc une espèce annuelle estivo-automnale. Elle devient fertile relativement tôt, moins de quinze jours après son apparition, et continue de l'être jusqu'à sa disparition.

3) Description de la plante délophycée

Le *S. chordariaeformis* a été décrit par THURET (sous le nom de *Castagnea caespitosa*, in LE JOLIS, 1864) d'après un spécimen provenant de la côte occidentale du Finistère (près de Brest). Son

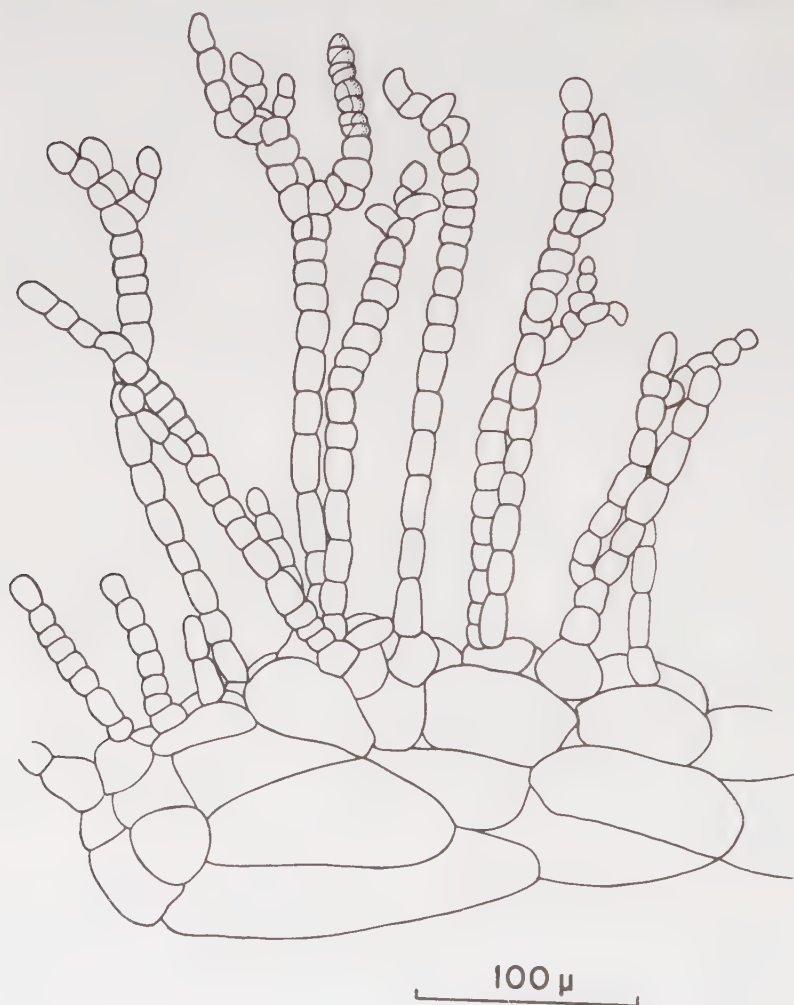


FIG. 1. — Coupe transversale dans une plante délophycée de *S. chordariaeformis* des stations naturelles, montrant l'insertion directe des filaments assimilateurs sur les cellules périaxiales; un zoïdocyste pluriloculaire est visible à l'extrémité d'un filament.

thalle se compose d'un très petit disque basal, portant des frondes cladomiennes multiaxiales. Celles-ci, d'un brun assez foncé, sont très mucilagineuses et pour cette raison généralement couvertes d'épiphytes. Leur taille varie beaucoup : à 7 ou 8 cm de hauteur, elles sont déjà adultes et fertiles, mais d'après HAMEL elles peuvent atteindre 40 cm. Elles sont souvent cespiteuses, car le disque basal peut en porter plusieurs, qui sont alors abondamment ramifiées. Mais il arrive aussi qu'il n'en porte qu'une seule, qui est dans ce cas garnie de rameaux très longs, la dépassant au sommet et à peine ramifiés.

La partie axiale de chaque rameau de la fronde est formée par un faisceau de filaments axiaux longitudinaux, très serrés, constitués par des cellules très longues. Il est entouré d'un revêtement pleuridien composé de cellules périaxiales nettement plus petites et de filaments assimilateurs insérés sur ces cellules, qui portent aussi les zoïdocystes et des poils (fig. 1). Les filaments assimilateurs deviennent extrêmement longs sur la plante adulte; ils sont simples, droits ou un peu incurvés, et souvent claviformes. Leurs cellules, d'abord rectangulaires, diminuent de longueur vers le sommet, où elles demeurent très courtes.

4) *Localisation et description des organes reproducteurs*

Les frondes portent des zoïdocystes uniloculaires et des zoïdocystes pluriloculaires, répartis sur toute leur surface.

a) *Les zoïdocystes uniloculaires*

Ils sont rares, fugaces et difficiles à obtenir, parce qu'ils ne se développent que tout au début de la saison, sont très vite mêlés de zoïdocystes pluriloculaires et disparaissent ensuite rapidement. Ils sont produits par la cellule de base de filaments assimilateurs; arrivés à maturité, ils sont tout à fait sphériques.

b) *Les zoïdocystes pluriloculaires; leurs zoïdes*

Au contraire très abondants, les zoïdocystes pluriloculaires se développent sur l'extrémité des filaments assimilateurs. Ils forment comme une crête sur la courbe extérieure de chacun de ceux-ci (fig. 2). Ils sont généralement bien développés, un peu arqués, en forme de faucille, et mesurent en moyenne entre 40 et 50 μ . Ils sont d'abord unisériés; puis leurs cellules sont le siège de nombreux cloisonnements latéraux et diagonaux qui se font très vite et multiplient les logettes. Au stade unisériel, leurs cellules sont assez régulières; après les cloisonnements, les nombreuses logettes obtenues

ne le sont au contraire plus du tout. Elles sont de dimensions très inégales et par suite il en va de même de la taille des zoïdes qu'elles émettent. Une telle irrégularité a été constatée par tous les auteurs qui se sont occupés de cultures d'algues brunes ou qui les ont étudiées à l'état naturel.

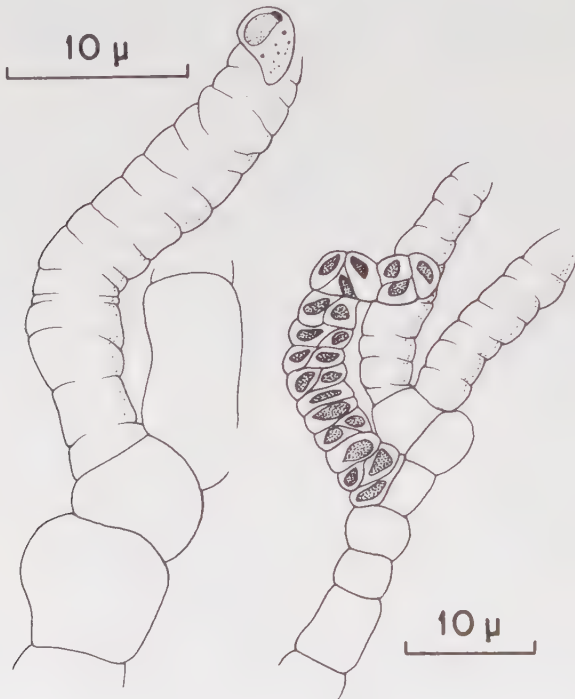


FIG. 2. — Zoïdocystes pluriloculaires arrivés à maturité; la plupart ont déjà émis leurs zoïdes.

La déhiscence des sporocystes pluriloculaires se fait au sommet, par la cellule terminale largement ouverte et souvent déchirée (fig. 2). Il y a migration des zoïdes vers cette cellule, grâce à une rupture des cloisons interloculaires, puis ils en sortent un à un, assez lentement. A ce moment, leur taille varie entre $10 \times 4,5 \mu$ et $8 \times 6 \mu$. Leur chromatophore est long (fig. 3, a), en forme de ruban appliqué contre la surface du corps cellulaire, il en fait tout le tour transversalement; il porte un stigma et un pyrénioïde, tous deux assez grands. Leurs deux flagelles sont inégaux et, selon la règle, insérés près du stigma. Les physodes sont abondants et de grosseur variée. En outre, quelques globules lipidiques sont visibles dans le cytoplasme.

B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES : PROTONÉMAS ET PLÉTHYSMOTHALLES;
REPRODUCTION ASEXUÉE DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE

La reproduction de cette algue, en culture, est étudiée ici pour la première fois.

Nos cultures ont été obtenues à partir de spécimens récoltés sur l'îlot du Beglem et la Pointe de Penn-Lann, à Carantec (baie de Morlaix), et à Beg-an-Fry (à l'Est de la baie de Morlaix).

Nous n'avons jamais trouvé que des individus à zoïdocystes pluriloculaires. Malgré de nombreuses tentatives, il nous a été impossible de récolter des plantes durant la courte période où elles ne possèdent que des zoïdocystes uniloculaires. Toutes nos cultures ont donc été effectuées à partir des zoïdes des sporocystes pluriloculaires. Sur les quatre essais que nous avons faits, deux seulement ont réussi et donné des résultats. L'abondant mucilage qui englobe les filaments du *S. chordariaeformis* rend d'ailleurs très difficile l'obtention de bonnes cultures, à cause des épiphytes qu'il porte et des nettoyages méticuleux que cela nécessite. En outre, cette algue est très fragile, et meurt facilement dans les cultures.

Par suite, nos résultats sont incomplets. Il y manque tout ce qui dépend du comportement des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires, c'est-à-dire sans doute le cycle sexué, faisant suite à la méiose dont ces zoïdocystes doivent être le siège. Néanmoins, ils nous per-

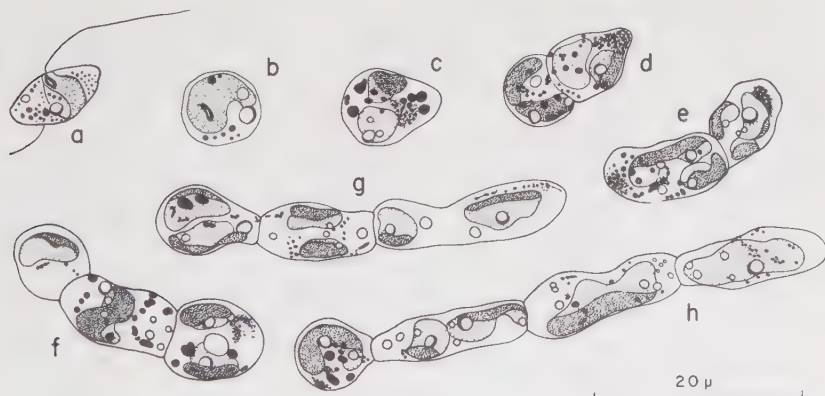


FIG. 3. — Stades de développement des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires : *a.* zoïde à deux flagelles, contenant un chromatophore rubané porteur d'un stigma et d'un pyrénioïde, et des physodes; *b.* embryospore; *c.* idem, avec un début de tube germinatif et un plaste déjà divisé; *d., e., f., g., h.* stades ultérieurs de germination du protonéma.

mettent de décrire un stade adélophycé : le stade protonéma et la réapparition, en culture, de frondes du thalle délophycé, au cours d'un cycle asexué.

Celui-ci, commencé au mois d'octobre et à deux reprises, ne s'est terminé, chaque fois, qu'au mois d'avril de l'année suivante. C'est donc un cycle long. De plus nous verrons que c'est un cycle probablement entièrement diploïde.

1) *Les zoïdes issus des sporocystes pluriloculaires de la plante délophycée; leur germination*

Une fois sortis du sporocyste, les zoïdes nagent dans toutes les directions, puis ils se fixent, perdent leurs flagelles et s'arrondissent. Ils ne mesurent plus alors que $6\ \mu$ de diamètre environ.

Ils se comportent tous comme des spores directes : aucune copulation ni aucun stade de copulation n'ont pu être observés.

Les zoïdes fixés germent, après un temps de repos variable. Ainsi, une lame de culture, examinée après 48 heures, montrait des embryospores encore arrondies, et à côté des germinations à leur début d'autres au stade de 2 à 4 cellules. L'unique chromatophore se divise activement dès le début. Au moment où s'amorce la germination (fig. 3, c), il est souvent déjà divisé. Par suite de ces divisions précoces il peut y avoir dans l'embryospore un, deux, ou même trois plastes, généralement de tailles inégales (fig. 3, c, d, e).

2) *La nature des thalles adélophycés formés : les protonémas*

En se développant, le filament émis par la spore lors de sa germination engendre directement un thalle microscopique qui est un *protonéma* (fig. 4).

Pour cela, ce premier filament, mince au début, augmente tout d'abord rapidement de diamètre, s'allonge et se cloisonne transversalement (fig. 3, e, f, g, h), puis se ramifie. Chacune de ses cellules contient alors, en général, un ou deux chromatophores, porteurs chacun d'un gros pyrénioïde, qui est appliqué contre le plaste. Les physodes et les gouttelettes lipidiques s'y trouvent en moindre abondance que dans les zoïdes.

Ensuite, aux cloisonnements transversaux s'ajoutent, de place en place, des divisions longitudinales, qui provoquent la formation de proliférations discoïdes, localisées, donnant au filament rampant un aspect sinueux. Finalement, à partir de ces proliférations se développent des massifs cellulaires pluristratifiés plus ou moins importants qui sont des pseudo-disques. A ce stade, les cellules des thalles ainsi formés contiennent ordinairement deux ou trois plastes.

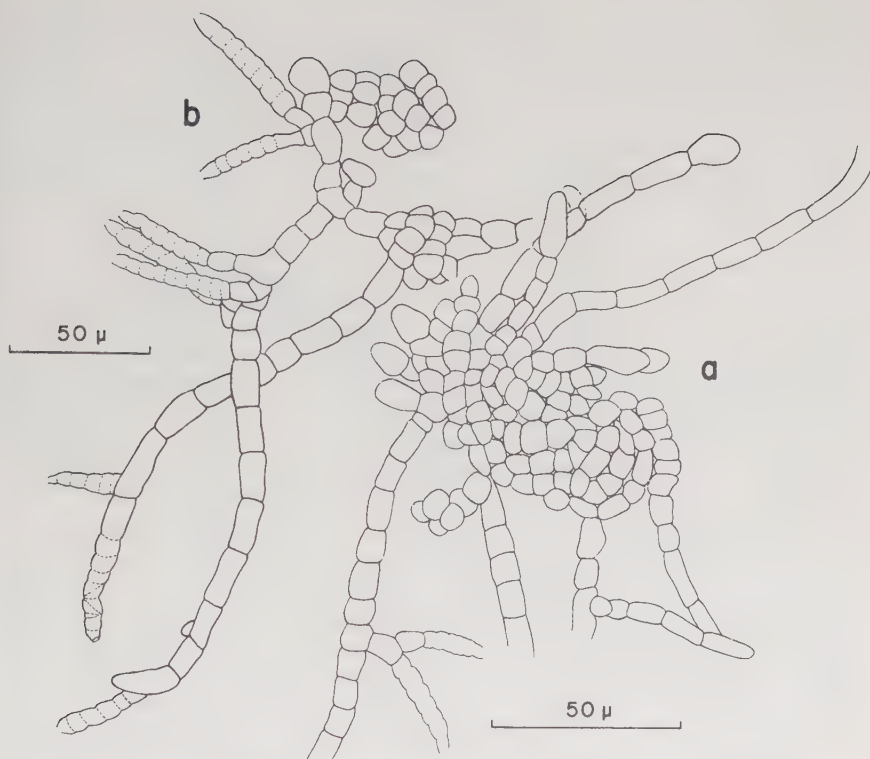


FIG. 4. — Deux protonémas fertiles porteurs de zoïdocystes pluriloculaires, et de disques pseudo-parenchymateux à l'état d'ébauches sur lesquels naissent les frondes dressées.

En même temps, le filament initial continue à s'allonger, indépendamment des pseudo-disques, puis à se ramifier, et il porte, la plupart du temps, des zoïdocystes pluriloculaires, unisériés, les uns sessiles, les autres dressés au sommet de très courts pédoncules (fig. 4).

L'ensemble de ces formations constitue un protonéma (pl. II, photo 1), qui produit ensuite, à partir des expansions discoïdes, les frondes d'une plante délophycée, mais qui peut aussi se reproduire directement, à la façon d'un pléthysmothalle.

a) La production de frondes délophycées sur les protonémas

Le développement des protonémas rampants, décrits ci-dessus, est assez lent, et l'examen répété des cultures nous a montré que

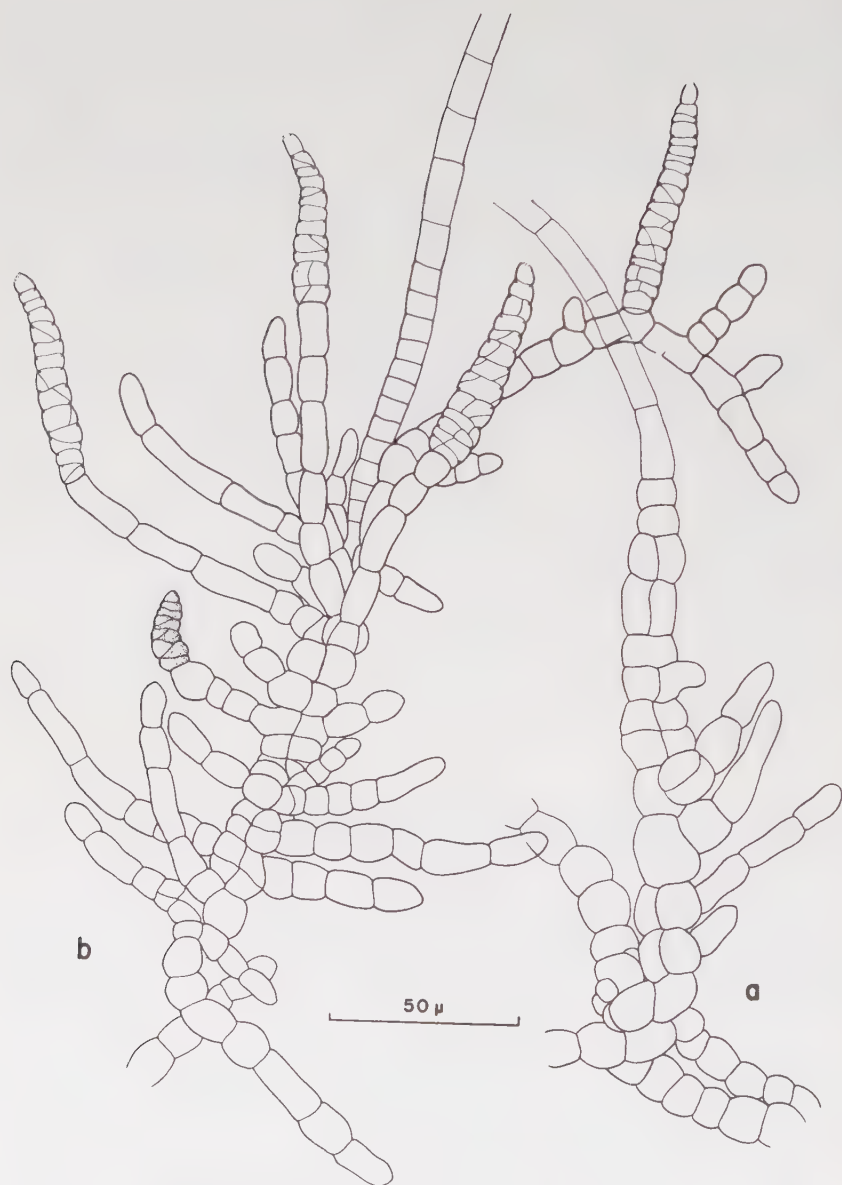


FIG. 5. — Stades de développement en culture des frondes délophycées : *a*. cladome primaire de fronde délophycée surmonté d'un poil, montrant des divisions longitudinales qui indiquent chez cette espèce une tendance à former des thalles parenchymateux; *b*. jeune fronde uniaxiale garnie de pleuridies et de zoïdocystes pluriloculaires, montrant les mêmes divisions longitudinales qu'en *a*. Leur croissance est monopodiale.

c'est seulement au bout de quatre ou cinq mois que leurs pseudo-disques, alors parfois volumineux et massifs, produisent des frondes dressées. Celles-ci se dégagent de la masse, soit isolément (fig. 5, *a* et *b*), soit en faisceaux compacts (pl. II, 2). Dans les deux cas, elles peuvent demeurer sous la forme embryonnaire ou se développer complètement et elles sont identiques à celles du *S. chordariaeformis* observées dans les stations naturelles.

b) La reproduction des protonémas à la façon de pléthysmothalles

Outre cette évolution des pseudo-disques, on a vu plus haut que le filament initial continue à s'allonger indépendamment et à se ramifier, et qu'il porte des zoïdocystes pluriloculaires unisériés. Ceux-ci, pédonculés ou sessiles, sont semblables à ceux des frondes de la plante délophycée des stations naturelles (fig. 4). Il s'en forme non seulement sur la partie filamenteuse du protonéma, mais aussi sur les pseudo-disques (pl. II, photo 3).

La fertilité des filaments protonémiques s'observe presque en même temps que celle des frondes nées sur les disques. Pour cette raison, il ne nous a pas été facile de suivre le sort des zoïdes libérés par leurs zoïdocystes. Il est toutefois certain que, chaque fois que les protonémas fertiles ont été isolés dans des récipients de culture, leurs zoïdes et ceux des frondes ont les uns et les autres engendré de nouveaux protonémas, producteurs de nouvelles frondes et de nouveaux zoïdocystes pluriloculaires.

Quelques générations semblables se sont ainsi succédées. Nous verrons plus loin que leur fertilité a ensuite cessé, et que les protonémas n'ont alors continué à subsister que de façon seulement végétative. Il nous semble que ces générations successives de protonémas sont comparables à des générations successives de pléthysmothalles, et nous pensons que de plus ils sont diploïdes, car ils proviennent de plantes délophycées sans doute diploïdes, par l'intermédiaire de spores formées dans des zoïdocystes pluriloculaires, donc très probablement sans méiose et qu'ils peuvent engendrer de nouvelles frondes délophycées.

C) LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES DÉLOPHYCÉES DANS LES CULTURES, ET LEUR FRUCTIFICATION

1) La croissance et le développement des frondes dressées

Ces frondes se développent directement à partir de cellules des disques protonématiques. Ces cellules engendrent chacune un fila-

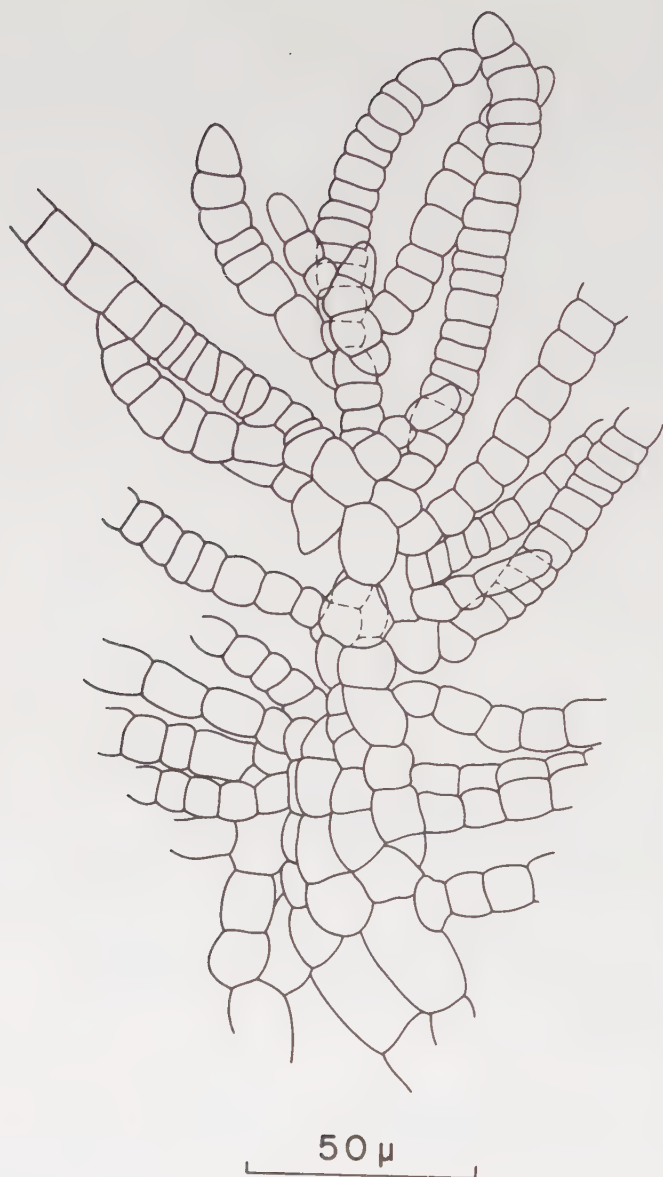


FIG. 6. — Sommet d'une fronde délophycée des stations naturelles, illustrant la similitude de développement des cladomes primaires chez les spécimens de la nature et chez ceux de nos cultures.

ment dressé, porteur d'un poil terminal (fig. 5), et à croissance trichothallique, qui devient ensuite l'axe d'un cladome uniaxial, en se garnissant de pleuridies. Dans la nature, les frondes de la plante délophycée sont constituées par la réunion de plusieurs cladomes uniaxiaux ainsi développés; elles sont donc multiaxiales. Dans nos cultures, elles se sont développées, tantôt à partir d'un seul cladome uniaxial, tantôt à partir d'un faisceau de tels cladomes (pl. II, 2 et 5).

Dans le premier cas, le cladome uniaxial croît considérablement. Presque toutes les cellules du filament axial, en se cloisonnant longitudinalement, produisent sur leurs flancs des cellules péri-axiales. Ensuite, sur celles-ci, d'autres cloisonnements isolent les cellules-mères des filaments pleuridiens assimilateurs. Un peu plus tard, quand ces filaments sont développés, leurs cellules basales engendrent les ébauches de filaments descendants qui entourent l'axe. Des poils hyalins très longs prennent naissance sur le filament axial ou sur la base des filaments assimilateurs.

Dans le second cas, un certain nombre de cladomes uniaxiaux s'accroissent très tôt et très étroitement dès leur sortie du protonéma. Dans nos cultures, les frondes ainsi formées ne se sont ni bien, ni beaucoup développées. Elles ont produit très tôt, mais de façon assez irrégulière, des filaments pleuridiens assimilateurs simples, très longs par rapport à leur propre taille.

Les deux sortes de frondes ainsi formées possèdent les mêmes caractères cytologiques et la même structure que la plante délophycée de la nature (fig. 6 et 8).

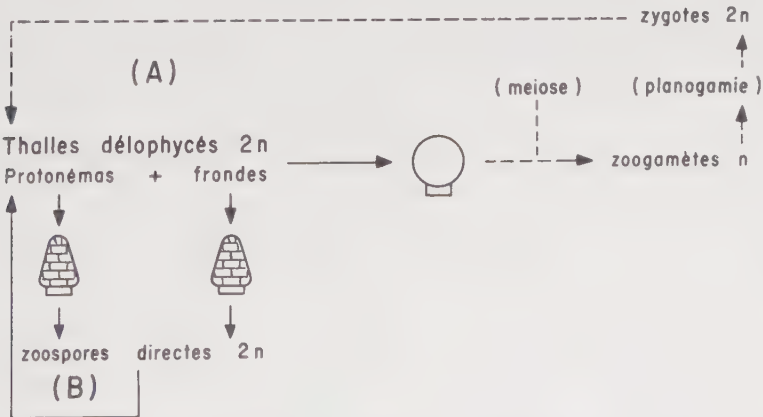


FIG. 7. — Cycle schématisé du *S. chordariaeformis*. Les pointillés figurent la partie théorique du cycle telle que nous l'avons supposée en fonction du reste.

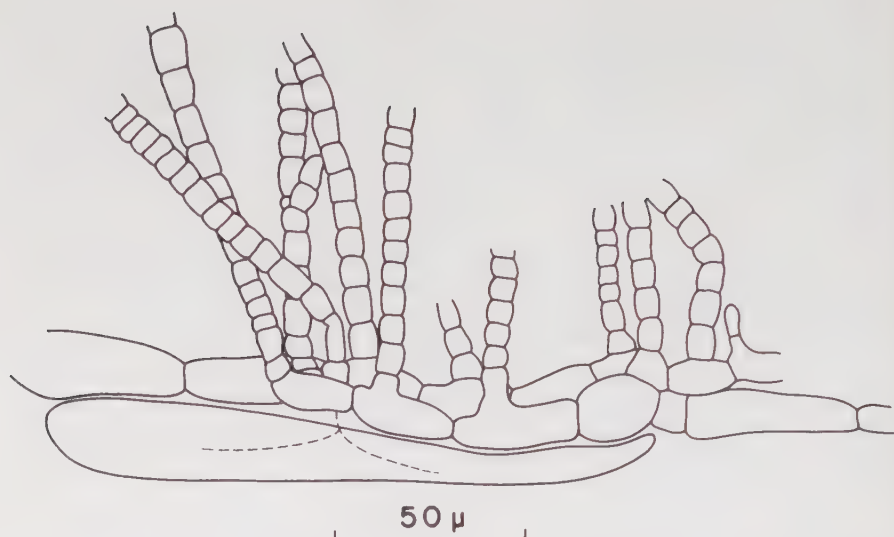


FIG. 8. — Coupe longitudinale dans la fronde délophycée des stations naturelles. La structure est la même que chez le *S. griffithsiana* (voir ch. I, p 80, fig. 1) : faisceau de longs filaments axiaux, et cellules périaxiales donnant directement naissance aux filaments assimilateurs.

2) *Les sporocystes pluriloculaires des thalles délophycés obtenus en culture, et le comportement de leurs zoïdes*

Toutes les plantules délophycées nées dans nos cultures sont devenues fertiles. Certaines ont produit quelques rares zoïdocystes uniloculaires sur la base des filaments assimilateurs (pl. II, 4). D'autres ont engendré de nombreux zoïdocystes pluriloculaires (fig. 5, b).

Ceux-ci peuvent occuper le sommet d'un filament assimilateur, qui leur sert de pédoncule, ou bien être insérés latéralement et directement, sans pédoncule, sur le côté généralement adaxial d'un pareil filament, qui en porte alors plusieurs. Leur taille varie entre 35 et 50 μ ; ils sont tous unisériés, et cloisonnés par des cloisons toutes transversales en loges qui ensuite sont subdivisées en logettes. Chacune de celles-ci produit, selon la règle, un zoïde unique pourvu du chromatophore rubané et des autres caractères cytologiques propres aux zoïdes émis par la plante délophycée de la nature. Cependant, ils sont légèrement plus petits que ceux-ci et ne mesurent en moyenne que de 5×3 à $7,5 \times 4 \mu$.

Comme sur la plante délophycée des stations naturelles, la déhiscence des zoïdocystes pluriloculaires a lieu par leur sommet

(fig. 5) et les zoïdes manifestent un comportement identique. Aucune copulation n'a été détectée après leur émission, mais on pouvait voir des spores arrondies et fixées, produisant directement des filaments rampants. Ces filaments commencent par se cloisonner transversalement, puis certaines de leurs cellules montrent des cloisonnements latéraux déjà observés dans les protonémas des plantes-mères, avec formation des mêmes glomérules ou pseudo-disques (fig. 4).

3) *Les protonémas produits par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires, leur tendance à fonctionner comme des pléthysmothalles et leur « enkystement »*

Les thalles ainsi engendrés par les zoïdes des sporocystes pluriloculaires des plantules de culture sont de nouveaux protonémas, tout à fait semblables à ceux des plantes-mères. Des zoïdocystes pluriloculaires sont produits par leurs filaments rampants et leurs pseudo-disques, et ceux-ci redonnent, en même temps, des frondes délophycées (pl. II, 2). Trois ou quatre générations semblables ont pu être observées dans nos cultures. Après quoi, la fertilité des protonémas semble s'être arrêtée; ce n'est que beaucoup plus tard, après un stade de quiescence, qu'ils ont manifesté une nouvelle activité.

Tant qu'ils se multiplient par les zoïdes de leurs zoïdocystes pluriloculaires, ils se comportent à la façon de pléthysmothalles. Mais à partir du moment où ils cessent de se reproduire et où les dernières frondes qu'ils avaient engendrées sont mortes, leur aspect, au moins dans certains cas, se modifie : leurs cellules augmentent de taille jusqu'à devenir tout à fait sphériques, leur membrane s'épaissit fortement, leur pigmentation s'intensifie et elles se chargent d'inclusions de toutes sortes, notamment de très gros globules lipidiques. En somme, elles prennent l'aspect de cellules s'enkystant pour une longue période de repos. Nous allons voir qu'effectivement la période de repos des protonémas observée dans les cultures correspond à une sorte d'enkystement après lequel ils peuvent recouvrer leur activité.

4) *La production de nouvelles frondes délophycées par les protonémas « enkystés »*

Les observations que nous allons maintenant rapporter ont été faites sur nos dernières cultures de *S. chordariaeformis* obtenues à Roscoff et datant de 1961. Elles avaient produit, en mai 1962, des frondes uniaxiales, du type décrit ci-dessus. Celles-ci, après avoir

atteint 265 μ environ, porté des sporocystes pluriloculaires et émis leurs zoïdes, sont mortes. En germant, leurs zoïdes ont reproduit des protonémas, qui se sont garnis de frondes et cela s'est répété pendant trois ou quatre générations. Après quoi, les derniers protonémas formés sont devenus quiescents, et leurs cellules se sont enkystées.

Ayant travaillé quelques mois à la Station Zoologique de Villefranche-sur-Mer, durant l'hiver 1963-1964, nous y avons emporté nos cultures. Là, elles se sont trouvées dans des conditions un peu différentes de celles des années précédentes : une température légèrement plus élevée, de 15° C, et comme seul éclairage la lumière du jour, devant une fenêtre placée au Nord, mais dans un pays particulièrement ensoleillé. Au début de l'année 1964, en février, elles ont produit de jeunes frondes, du type uniaxial, tout à fait semblables à celles des générations précédentes, et elles aussi fertiles, mais qui cette fois ont produit quelques rares sporocystes uniloculaires. Sur la photo 5, pl. II, représentant une de ces frondes, on aperçoit les restes des énormes cellules enkystées des protonémas générateurs, qui ont épuisé toutes leurs potentialités pour les produire, puis ont dégénéré.

Ainsi, dans nos cultures, les protonémas rampants, développés à partir des zoïdes des sporocystes pluriloculaires de la plante-mère, produisent directement et immédiatement des frondes fertiles, elles aussi porteuses de sporocystes pluriloculaires, et ils se garnissent eux-mêmes de pareils sporocystes. Leurs zoïdes et ceux des frondes assurent leur reproduction directe, asexuée. Mais après quelques générations successives obtenues de la sorte, on arrive à des protonémas rampants quiescents qui enkystent leurs cellules, et semblent donc pouvoir, dans la nature comme dans les cultures, maintenir l'espèce durant l'hiver et le printemps, sous une forme de vie ralentie. Ces protonémas quiescents peuvent, en se réveillant, engendrer de nouvelles frondes, porteuses cette fois de zoïdocystes uniloculaires.

D) LE CYCLE SEXUÉ ET LE CYCLE CARYOLOGIQUE DU *Sauvageaugloia chordariaeformis*

Reste le problème des zoïdocystes uniloculaires que produisent, tout au début, les frondes du thalle délophycé. On peut supposer, d'après ce qu'on sait du cycle caryologique des Algues brunes, que la méiose a lieu, selon la règle, dans ces sporocystes, que les zoïdes qui en sortent sont donc haploïdes, et que certains au moins d'entre eux sont des gamètes capables de copuler et de former ainsi des

zygotes qui redonnent chacun une plante délophycée diploïde, garnie des deux types d'organes reproducteurs.

D'après cette hypothèse, tous les thalles devraient être des gamétophytes diploïdes, capables de se reproduire, d'une part sexuellement par les zoïdes de leurs zoïdocystes uniloculaires, qui seraient méiotiques et fonctionneraient comme gamètes, et d'autre part asexuellement par les zoïdes de leurs zoïdocystes pluriloculaires, qui seraient au contraire diploïdes et fonctionneraient comme spores directes. Or, il semble bien que tous les thalles observés, tant dans la nature que dans les cultures, soient en effet diploïdes, car tous paraissent capables de produire les deux sortes de zoïdocystes dont il vient d'être question.

Toutefois, on ne peut tout à fait exclure une autre hypothèse, à savoir qu'une partie des zoïdes méiotiques émis par les zoïdocystes uniloculaires seraient capables de fonctionner, non comme gamètes, mais comme spores de passage génératrices de gamétophytes haploïdes prothalliens, microscopiques. Ceux-ci produiraient des gamètes qui par leur copulation formeraient des zygotes, générateurs de nouveaux thalles délophycés diploïdes. S'il en était ainsi, le *S. chordariaeformis* posséderait à la fois deux cycles sexuels différents qui seraient :

- 1) par ceux des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires fonctionnant comme spores de passage, un cycle *digénétique hétéromorphe*, semblable à celui du *S. griffithsiana*, avec gamétophytes prothalliens;

- 2) par ceux fonctionnant comme gamètes, un cycle *monogénétique*, ne comportant que des thalles *diploïdes*.

On verra plus loin que la coexistence de ces deux sortes de cycles existe en effet chez diverses Phéosporées, et que nous l'avons personnellement observée chez le *Striaria attenuata*.

Malheureusement, comme on l'a vu plus haut, nous n'avons pas pu suivre effectivement la destinée des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires, et donc confirmer l'existence des cycles sexuels qui viennent d'être supposés.

Nos recherches caryologiques n'ont pas été plus fructueuses. Les noyaux du *S. chordariaeformis* sont minuscules; au repos, ils mesurent à peu près 1,5 μ . Des stades de début de prophase, observés dans les zoïdocystes pluriloculaires des protonémas, les montrent légèrement plus grands : 3 μ environ. Dans ces conditions, il nous a été impossible, jusqu'ici, de déchiffrer de façon valable le nombre de chromosomes dans nos plantes de culture.

En définitive, nous pouvons donc seulement tenir pour tout à fait probable que les thalles délophycés du *Sauvageaugloia chordariaeformis* sont tous diploïdes, et que cette algue possède un

cycle sexué à génération unique, diploïde. En admettant l'existence de ce cycle, et en tenant compte de la reproduction asexuée par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires, ce cycle peut être schématisé ainsi que le montre la figure 7, mais il faudrait encore tenir compte du fait qu'il coexiste peut-être (?) avec un *cycle digénétique hétéromorphe* semblable à celui des Hétérogénératées.

E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En définitive, ce qu'on savait déjà du *Sauvageaugloia chordariaeformis* et ce que nous ont appris nos propres observations et nos cultures peut se résumer ainsi :

a) Les thalles délophycés, seuls connus dans la nature, sont probablement diploïdes, mais leur nombre chromosomique n'a pas pu être déterminé. Ils se composent d'un petit protonéma rampant, formé d'un filament ramifié et de pseudo-disques, et de frondes dressées cladomiennes, multiaxiales. Ils produisent d'abord, sur la base des frondes, pendant un temps très court et en très petit nombre, des sporocystes uniloculaires, et presque aussitôt, à la fois sur la partie protonémique et sur la totalité de la surface des frondes, des sporocystes pluriloculaires, beaucoup plus nombreux.

b) La destinée des zoïdes des sporocystes uniloculaires n'a pas pu être observée. Il est probable, mais non prouvé, que ces zoïdes constituent le point de départ d'un cycle sexué monogénétique, dans lequel les thalles délophycés auraient le comportement de gamétophytes diploïdes : ils seraient méiotiques, donc haploïdes, et fonctionneraient comme gamètes, formant ainsi des zygotes, générateurs de nouveaux thalles délophycés. Ces zygotes pourraient aussi, vraisemblablement, fournir des thalles microscopiques à zoïdocystes pluriloculaires, dont les zoïdes diploïdes produiraient asexuellement des thalles délophycés.

Un tel cycle serait semblable aux cycles partiels, monogénétiques, observés sur les côtes de Grande-Bretagne par KNIGHT (1929), chez le *Pylaiella littoralis* et l'*Ectocarpus siliculosus*.

Le très petit nombre de zoïdocystes uniloculaires formés semble indiquer que, chez le *S. chordariaeformis*, ils ne jouent qu'un rôle secondaire pour le maintien de l'espèce, et même qu'il existe une tendance à leur disparition.

c) Les zoïdes des sporocystes pluriloculaires, aussi bien du protonéma que des frondes, se forment au contraire probablement sans méiose, sont donc diploïdes, et fonctionnent tous comme des spores directes, servant à la reproduction asexuée du thalle délophycé. En germant, ils produisent un protonéma, qui engendre les frondes dressées de ce thalle.

Que de tels zoïdes soient produits, non seulement par les frondes mais aussi par le protonéma, indique que celui-ci a, en partie, les caractères d'un pléthysmothalle diploïde : comme un pléthysmothalle, il émet des spores directes, qui le reproduisent asexuellement; pour être un vrai pléthysmothalle, il faudrait toutefois qu'il n'engendre pas de frondes dressées.

d) En outre a été noté un phénomène biologiquement intéressant : la capacité qu'ont les protonémas, dans certains cas, d'enkyster leurs cellules, et de passer ainsi à l'état quiescent, puis de retrouver plus tard une vie active, qui se manifeste par la génération de frondes dressées.

Une telle capacité, déjà soupçonnée par SAUVAGEAU (1923), n'avait jamais été observée chez les Phéophycées.

e) D'autre part, rappelons ici que le *Sauvageaugloia chordariaeformis* portait précédemment le nom de *Castagna chordariaeformis* (Crn.) Thur. (voir HAMEL, 1931-1939).

L'espèce *chordariaeformis* a été placée par KYLIN (1940) à côté de l'espèce *griffithsiana*, dans le genre *Sauvageaugloia*. Il se basait pour cela sur la structure interne du thalle et sur le mode d'insertion des filaments assimilateurs, qui sont semblables dans ces deux Algues (fig. 8 et ch. I, fig. 2).

De fait, le mode de développement du sporophyte de l'espèce *chordariaeformis*, décrit dans le présent chapitre, se rapproche énormément de celui que nous avons exposé, au chapitre précédent, pour le sporophyte de l'espèce *griffithsiana*. De plus, la croissance monopodiale de l'axe cladomien de l'espèce *chordariaeformis*, démontre que cette dernière n'appartient pas au genre *Castagnea* chez qui la croissance au contraire est sympodiale.

Ces arguments justifient, à notre avis, le changement de nomenclature proposé par KYLIN.

f) Nous avons en outre observé, parfois, sur le cladome primaire du *S. chordariaeformis*, une tendance nette du thalle délophycé à devenir parenchymateux due à la formation de cloisons cellulaires longitudinales. Celles-ci isolent dans chaque segment du cladome une ou deux cellules, sur les flancs desquelles se développent ensuite les filaments pleuridiens assimilateurs. Une tendance analogue a déjà été signalée chez d'autres Phéophycées filamenteuses, notamment chez l'Ectocarpacée *Pylaiella littoralis*. C'est la raison pour laquelle CHRISTENSEN (1962, p. 112) a placé cette espèce, dans l'ordre des Dictyosiphonales et la famille des Tilopteridacées, à côté du genre *Isthmoplea* chez lequel les divisions longitudinales sont plus fréquentes (1).

(1) Voir, à ce sujet, l'argumentation de RUSSELL (1964) dans un récent article sur la position systématique du *Pylaiella littoralis* et le statut des Dictyosiphonales.

CHAPITRE III

PETALONIA FASCIA

Cette espèce appartient à la famille des Scytosiphonacées qui forme l'ordre des Scytosiphonales, classé parmi les Phéosporées isogénératées et planogames.

De fait, elle possède au Japon un cycle sexué, peut-être digénétique et isomorphe, qui n'a pu jusqu'ici être observé en Europe, et que nous n'avons pas retrouvé non plus.

A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA BIOLOGIE ET LE CYCLE DU *Petalonia fascia*

Le cycle de reproduction de cette espèce tel qu'il est actuellement connu, comprend des plantes délophycées, qui sont les unes des sporophytes, les autres des gamétophytes, et des plantes adélophycées, qui sont des pléthysmothalles.

1) *Habitat et distribution géographique*

Cette espèce est largement distribuée le long des côtes américaines, japonaises et européennes. En Europe, elle est signalée depuis la Méditerranée jusqu'à la Mer du Nord. Dans la Mer du Nord et l'Atlantique, elle croît généralement sur les rochers battus, au niveau de la mi-marée. En Méditerranée, par contre, elle est plus fréquente dans les eaux riches en matières organiques des ports ou des baies abritées, à proximité des habitations. C'est là que nous l'avons toujours récoltée. Si, d'une façon générale, elle est très répandue, on peut dire toutefois que les stations où on la trouve sont souvent restreintes. KYLIN (1947, p. 77) la dit « peu abondante à rare » tout le long de la côte Ouest de la Suède.

2) *Cycle végétatif saisonnier, et période de fructification*

Dans les diverses parties de son aire de distribution, le *Petalonia fascia* ne se montre pas, au cours de l'année, selon le même

cycle saisonnier. TAYLOR (1937) le signale comme printanier et estival dans plusieurs régions d'Amérique, et pérennant dans d'autres. KYLIN (1947) le décrit en Suède comme annuel, et fertile d'avril à août. D'après HAMEL (1931-1939), il vit d'octobre à mai sur les côtes atlantiques de France, et de janvier à mai sur les côtes méditerranéennes. Mais SAUVAGEAU (1929) signale l'avoir trouvé à Cherbourg et sur la Côte basque en hiver et au printemps, et en automne sur la côte Nord de l'Espagne. Nous-même l'avons toujours récolté, le long des côtes bretonnes en mars-avril, et en Méditerranée de la fin février (Villefranche) à la fin juin (Banyuls), toujours fertile à ces périodes-là. Nous n'avons jamais eu l'occasion de le trouver au début de l'hiver, dans ses stations méditerranéennes. Mais FELDMANN (1937) a récolté au début de décembre, à Banyuls, des spécimens de *P. fascia* hauts de 5 à 6 cm.

3) Description de la plante délophycée; ses variétés

Le thalle typique du *Petalonia fascia* est plat, étroit à la base, il s'élargit graduellement vers le haut, et il est souvent recourbé en forme de faucille. Il est fixé, isolément ou par groupes, au moyen d'un disque minuscule.

Il existe une variété *debilis*, localisée en Méditerranée, mais qu'on trouve également dans la Manche, qui se différencie de la forme *fascia* par sa moindre hauteur et sa fronde plus large, sur un stipe plus court.

Les deux formes ont été récoltées par nous en Méditerranée, se côtoyant dans les mêmes stations.

4) Les organes reproducteurs de la plante délophycée : les zoïdocystes pluriloculaires

En Europe, les thalles délophycés du *P. fascia* produisent uniquement des zoïdocystes pluriloculaires. Ceux-ci forment sur leur surface des sores plus ou moins confluent, qui prennent naissance sur les cellules superficielles de l'algue, et varient passablement quant à leur taille et au nombre de loges des zoïdocystes, d'un individu à l'autre ou sur un même individu (fig. 1). Le nombre des loges est compris, selon les spécimens, entre 2 et 4, ou 4 et 6, ou 5 et 8. Elles sont souvent inégales, et généralement unisériées, mais il arrive fréquemment que deux zoïdocystes étroitement accolés se développent sur une même cellule corticale du thalle (fig. 1, a). LUND (1959, p. 104) signale des variations plus considérables dans le nombre des logettes chez un genre voisin, le *Scytosiphon lomentaria* (Lyngb.) Endl., qu'il a récolté au Grønland. Plusieurs zoïdocystes, décrits par lui comme « aberrants », présentent des phénomènes de

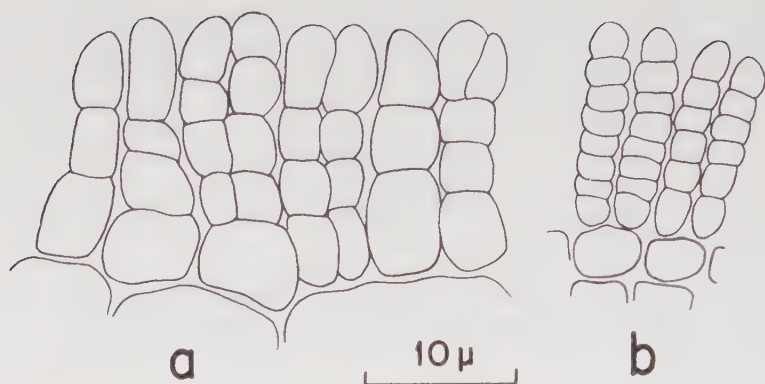


FIG. 1. — Tailles comparées des zoöcystes pluriloculaires sur les frondes délophycées de la nature du *Petalonia fascia* : a. sur des plantes de la Manche; b. sur des plantes de la Méditerranée.

coalescence des logettes ou de cloisonnement longitudinal ainsi que des variations de forme que nous avons observés sur nos spécimens des côtes françaises.

Chaque loge produit un seul zoïde, et c'est la loge terminale qui s'ouvre pour libérer tous les zoïdes du zoöcyste, un à un, lorsqu'ils arrivent à maturité.

L'inégalité des loges entraîne une nette variation de la taille des zoïdes, qui va de $4 \times 2,5$ jusqu'à 7×3 à 4μ . Une fois libérés, les zoïdes (fig. 2, a) sont piriformes et biflagellés. Ils contiennent un seul plaste qui, situé tantôt dans leur partie postérieure, tantôt dans leur partie antérieure ou latérale, porte un gros pyrénioïde, ainsi qu'un stigma en forme de croissant. Une assez large vacuole occupe souvent leur partie centrale. Des physodes, plus ou moins volumineux, sont parfois répartis dans toute la cellule; plus souvent, ils sont réduits à de très fins granules, densément groupés dans la partie postérieure de celle-ci. Le flagelle antérieur est deux fois et demie plus long que le zoïde; le flagelle postérieur ne dépasse que légèrement la taille de celui-ci.

Dans les cellules du thalle, le bleu B.Z.L. colore quelques globules lipidiques. Ils semblent être abondants surtout dans les cellules jeunes et, sur les thalles adultes, dans les cellules de la base des poils.

5) Travaux effectués sur le cycle du *P. fascia*

A partir des zoïdes du *P. fascia* et des autres Scytosiphonacées ont été faits de nombreux essais de culture. Chez les autres espèces

de cette famille, les résultats obtenus sont peu cohérents, d'un pays à l'autre, et même d'un auteur à l'autre. En ce qui concerne l'espèce *P. fascia*, les auteurs suivants ont tenté d'éclaircir son cycle, qui demeure, encore actuellement, assez énigmatique :

REINKE (1878a), à Naples, fut le premier à suivre, en culture, le sort des zoïdes de cette algue et leur germination. Ceux-ci, sans copulation préalable, lui donnèrent des filaments à partir desquels, en 4 à 6 semaines, se développèrent de jeunes thalles délophycés du *Petalonia*.

Plus tard, SAUVAGEAU (1929) entreprit de renouveler l'expérience de REINKE, mais cette fois sur la var. *debilis*. Ses échantillons provenaient de la Côte basque et avaient été récoltés fin février. Il obtint, sans copulation, des zoïdes, des filaments rampants, ramifiés et très enchevêtrés, dont il qualifia l'ensemble de « protonéma », et en outre ce qu'il nomma des « broussins », c'est-à-dire des proliférations discoïdes pluristratifiées, nées en plusieurs points des protonémas. Les broussins produisirent de nouvelles plantes délophycées du *Petalonia*, dont l'une devint fertile et porteuse de zoïdocystes pluriloculaires.

KYLIN (1933), à son tour, tenta d'obtenir en culture le cycle complet du *P. fascia*. Lui aussi vit se développer, sans copulation des zoïdes, des thalles rampants discoïdes, qui engendrèrent en trois semaines des frondes délophycées. Ces dernières ont produit des zoïdocystes pluriloculaires dont les zoïdes ont germé en donnant de nouveaux disques et de nouvelles frondes délophycées. KYLIN en conclut que les thalles délophycées du *Petalonia* sont tous des diplontes, se reproduisant toujours asexuellement par des spores directes, qu'ils ont perdu la faculté de produire des zoïdocystes uniloculaires, donc aussi les spores de passage haploïdes qu'émettraient ceux-ci, et que l'absence de telles spores entraîne celle d'une alternance de générations.

Cependant, de nouvelles cultures, faites en 1947, par les deux auteurs japonais KUNIEDA et ARASAKI, avec la variété *fascia*, ont donné des résultats totalement différents. En effet, si l'on en juge par le court résumé (en anglais) et les figures qui accompagnent leur mémoire (lequel est en japonais), les zoospores des zoïdocystes pluriloculaires donnent bien des germinations filamenteuses, à filaments rampants, ensuite productrices de thalles délophycés tout à fait semblables aux frondes dressées obtenues dans les cultures de la plante européenne, mais ces thalles, devenus fertiles, libèrent des zoïdes qui copulent, et qui sont donc des zoogamètes. Il est malheureusement difficile de se prononcer sur la nature des zoïdocystes produisant ces zoogamètes : d'après les figures publiées ce sont, à la surface du thalle, des cellules contenant plusieurs zoïdes, un peu comme les zoïdocystes uniloculaires des *Punctaria*. Comme ces

zoïdes sont des gamètes, KUNIEDA et ARASAKI considèrent que les frondes qui les portent sont des gamétophytes. Les zygotes formés germent et redonnent une plante délophycée, semblable à celles dont ces auteurs étaient partis.

Ainsi se trouverait bouclé, du moins en apparence, un cycle *digénétique isomorphe* ou sub-isomorphe, comportant l'alternance de sporophytes délophycés, produisant des zoospores de passage dans des sporocystes pluriloculaires, et de gamétophytes également délophycés, produisant des zoogamètes isogames dans des gamétocystes probablement uniloculaires.

Enfin, plus récemment, P. DANGEARD (1963) a repris l'étude, en culture, des Scytosiphonacées et, entre autres, celle des deux espèces de *Petalonia* : *P. fascia* et *P. zosterifolia* (Reinke) Kuntze. Pour le premier, il décrit une germination directe des zoïdes, sans copulation préalable, donnant des protonémas discoïdes, générateurs de nouveaux thalles délophycés. Ces derniers sont devenus fertiles en produisant des zoïdocystes pluriloculaires, dont les zoïdes ont redonné des protonémas à frondes dressées. Il signale en plus un fait nouveau : la production par les protonémas discoïdes de branches latérales libres, productrices de zoïdocystes pluriloculaires, dont les zoïdes ont germé et produit de nouveaux protonémas, semblables aux précédents, pareillement fertiles, et se reproduisant de la même façon. Cela s'est répété le temps de plusieurs générations. De la sorte, DANGEARD a confirmé que, sur nos côtes, le *Petalonia fascia* n'a pas de cycle sexué, et qu'il se reproduit indéfiniment par des zoïdes ayant valeur de spores directes ; il résulte, en outre, de son travail que les protonémas de cette espèce peuvent se comporter à la fois comme des protonémas typiques, producteurs de frondes délophycées, et comme des pléthysmothalles, se multipliant directement par les zoïdes de zoïdocystes pluriloculaires sessiles.

De tous ces résultats, il ressort que seule la plante japonaise manifeste une sexualité, entraînant peut-être une alternance de générations isomorphes ou sub-isomorphes, alors que la plante européenne se reproduit toujours asexuellement, à l'aide de spores directes.

B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (PROTONÉMAS ET PLÉTHYSMOTHALLES) ET LA REPRODUCTION ASEXUÉE DU *P. fascia*

Nos cultures ont été effectuées à partir de spécimens de la forme *fascia* et de la forme *debilis*, provenant de la Manche et de la Méditerranée. Nous les avons récoltés, dans la Manche, en plusieurs points de la côte bretonne : Pointe du Binde (rade de Brest),

Beg-Meil et Kerlouan (Nord-Finistère); dans la Méditerranée, sur un rocher abrité, devant le Laboratoire Arago, à Banyuls, et au pied du débarcadère de la Station Zoologique de Villefranche.

Nos essais de culture ont été réalisés au printemps, et refaits un grand nombre de fois, afin de vérifier le comportement des zoïdes. Dans ce but, nous avons essayé de très nombreux croisements (une centaine) entre zoïdes provenant d'individus différents et préalablement colorés vitalement, les uns au rouge neutre, les autres au bleu de crésyle. Malgré des observations et des fixations répétées, étalées parfois sur 24 heures, nous n'avons jamais aperçu de copulation entre les zoïdes, pas plus que de zygotes déjà formés. Par contre, la variation de la taille des zoïdes était constante et frappante.

1) *Le comportement et la germination des zoïdes des plantes délophycées*

Dès leur sortie du zoïdocyste, ces zoïdes nagent, parfois durant un temps assez court (2 ou 3 heures), puis ils s'arrondissent et s'entourent d'une paroi cellulaire, par laquelle ils se fixent aux lames de culture (fig. 2, b). Ils deviennent ainsi des embryospores, qui commencent très vite à bourgeonner un tube de germination (fig. 2, c et d); elles le font souvent 4 ou 5 heures après leur fixation au substratum. On voit alors le plaste unique augmenter considéra-



FIG. 2. — Stades du développement direct des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires : a. zoïdes munis de deux flagelles et contenant un plaste pariétal, porteur d'un stigma et d'un pyrénioïde; on y voit aussi des physodes et des gouttes lipidiques; b. embryospores; c et d. début de germination de celles-ci, avec migration de l'unique plaste dans le tube formé; e et f. stades à deux cellules, montrant l'accroissement considérable du pyrénioïde.

blement de taille (fig. 2, *d*) et tapisser presque entièrement la paroi de la cellule bourgeonnante, tandis que le pyrénôïde augmente lui aussi de volume, de façon très visible (fig. 2, *d*, *e* et *f*). Ensuite, en s'étirant, le plaste envahit le tube germinatif en formation. A ce stade, le stigma demeure souvent visible (fig. 2, *c*). Après quoi le tube germinatif s'allonge et des cloisonnements successifs le transforment en un long filament protonémien rampant (fig. 3), qui ensuite se ramifie de plus en plus. Le chromatophore se divise au rythme des divisions cellulaires. Plus tard, de nombreuses divisions longitudinales se produisent, de place en place, sur le filament protonémien ramifié. Il en résulte la formation de sortes de buissons

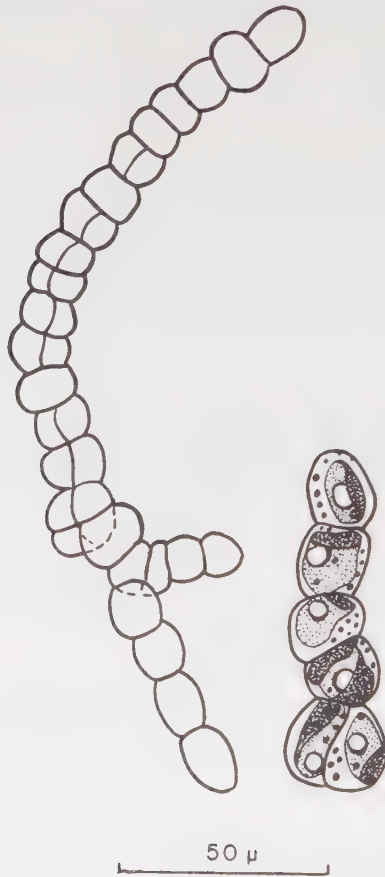


FIG. 3. — Stades de croissance des protonémas dont les cellules contiennent toujours un seul plaste avec un très gros pyrénôïde.

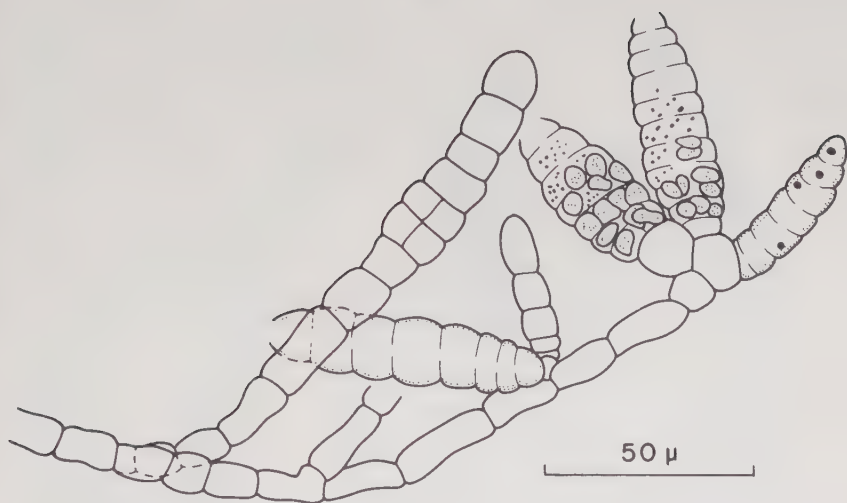


FIG. 4. — Partie d'un protonéma filamenteux qui produit à la fois de jeunes frondes délophycées et des zoöcystes pluriloculaires.

de grosses cellules rondes (fig. 5, *b* et fig. 6) qui sont analogues aux disques décrits par KYLIN et qui, comme ces derniers, peuvent engendrer des frondes dressées.

2) *Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée : les protonémas*

Le développement ultérieur des filaments protonémien donne ainsi un protonéma constitué, soit par un système de pseudo-disques pluristratifiés, reliés entre eux par les parties simples du filament, soit seulement par un ensemble de filaments rampants ramifiés, plus ou moins longs, qui ne produisent pas de pseudo-disques (fig. 5, *b* et *c*). A quelque type qu'ils appartiennent, les protonémas engendrent ensuite des frondes dressées et ils peuvent aussi se multiplier par reproduction directe, à la façon de pléthysmothalles.

a) *La production de frondes dressées sur les protonémas*

Cette production débute par la naissance, sur les pseudo-disques ou les filaments protonémien, de rameaux dressés monosiphonnés, qui sont les ébauches d'autant de frondes délophycées.

Quelquefois de telles frondes naissent isolément, sur un protonéma réduit à un très court filament (pl. III, 3). C'est qu'alors se

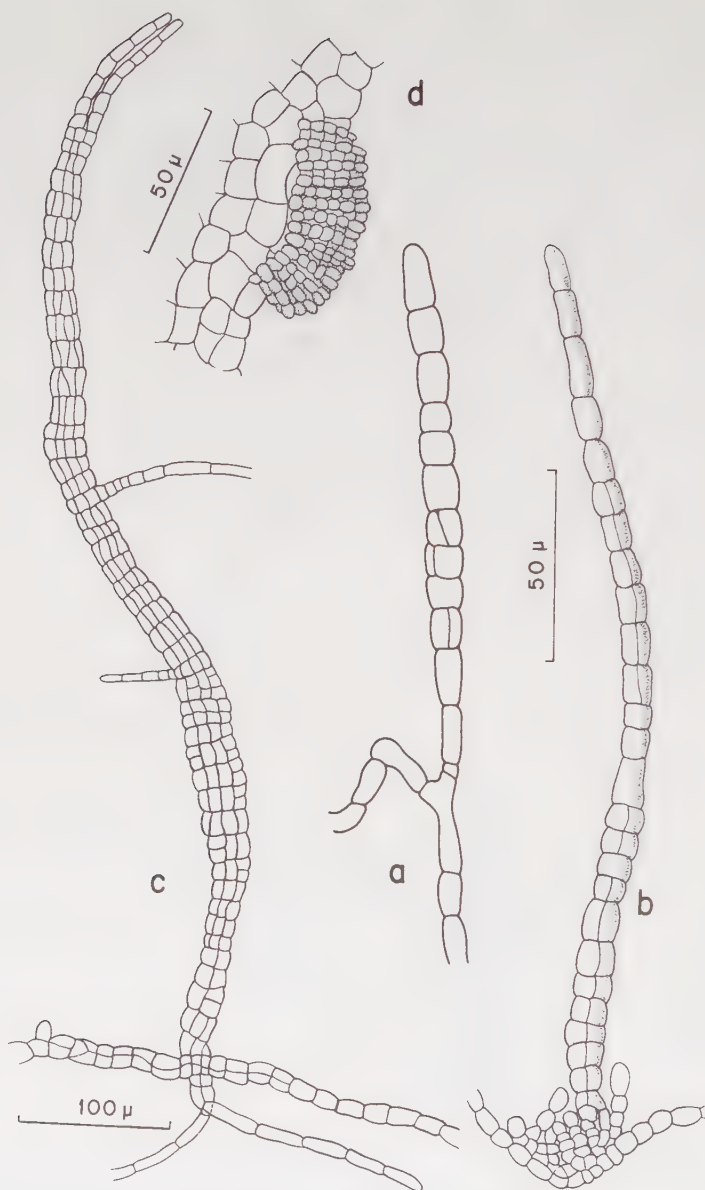


FIG. 5. — Etats successifs de la croissance, en culture, des frondes délophyées : a. premières divisions longitudinales dans un filament encore unisérié; b. stade plus avancé d'un filament dressé sur son protonéma pseudo-discoïde et pluristratifié; c. sur un protonéma filamenteux, fronde adulte entièrement cortiquée, portant deux poils; d. zoïdocystes pluriloculaires nés en culture.

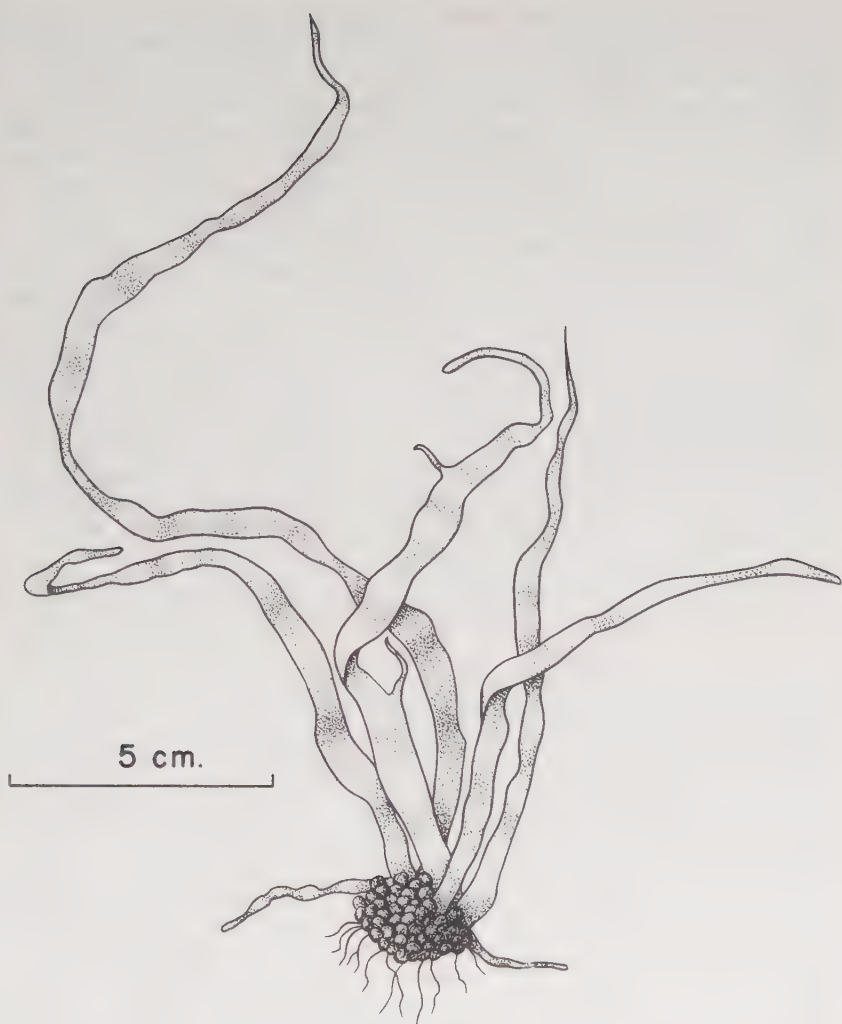


FIG. 6. — Cinq plantes délophycées nées en culture, à partir du même disque basal pluristratifié et garni de nombreux rhizoïdes. Ces frondes, de la var. *fascia*, sont légèrement contournées en forme de faucilles.

manifeste une tendance à la réduction du stade protonémien, à moins que ce phénomène ne soit lié à une sexualité latente, c'est-à-dire qu'il caractérise le développement de frondes qui, à la façon de celles qu'ont obtenues KUNIEDA & ARASAKI, devraient être productrices de zoogamètes.

Cette sexualité ne s'est toutefois jamais manifestée dans nos cultures. C'est peut-être parce que toutes ont été réalisées exclusivement au printemps. Si l'on considère en effet le cas du *Colpomenia sinuosa* (Roth) D. et S., qui appartient à un genre voisin, et qu'ont cultivé au Japon KUNIEDA et SUTO (1938), on observe que sa génération printanière est sexuée, alors que sa génération automnale est asexuée et productrice de protonémas, et cela fait penser que le *Petalonia* pourrait avoir un comportement du même genre. S'il est capable de produire des gamètes au Japon et non sur nos côtes, cela tient peut-être à un problème saisonnier, et il est à ce sujet regrettable que KUNIEDA et ARASAKI n'aient pas précisé, dans leur travail sur le *Petalonia fascia* (1947), les dates de leurs récoltes.

Tous les protonémas développés dans nos cultures ont engendré des frondes délophycées; certains ont produit, également, des zoïdocystes pluriloculaires, comme nous le verrons plus loin. Le cycle du *P. fascia* dans nos cultures a donc été monogénétique et *asexué*, comme dans celles de tous les auteurs qui ont précédemment travaillé sur la plante européenne. KYLIN supposait ce cycle entièrement diploïde. Nous le représenterons par le schéma de la fig. 7.

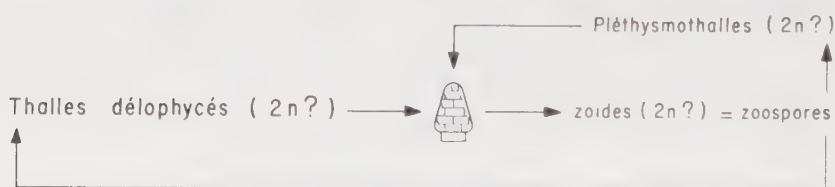


FIG. 7. — Schéma du cycle monogénétique du *Petalonia fascia*, tel qu'il est actuellement connu en Europe.

b) La fertilité des protonémas et leur reproduction directe, à la façon de pléthysmothalles

Les protonémas, dans nos cultures, ont produit assez fréquemment des rameaux filamenteux, les uns dressés (pl. III, 2), nés des « disques », les autres latéraux, partant de filaments rampants, parfois assez grêles (pl. III, 1), et tous porteurs de zoïdocystes pluriloculaires, sessiles ou plus ou moins pédicellés.

Ces zoïdocystes se trouvaient souvent à côté de jeunes frondes délophycées, portées généralement par un court pédicelle (fig. 4). Très différents de ceux de la plante délophycée, ils mesurent entre 50 et 60 μ de hauteur et sont très larges, du fait de la multiplication de leurs logettes. Ils ressemblent beaucoup aux zoïdocystes plurilo-

culaires des pléthysmothalles du *Punctaria latifolia* Grev., tels que les a décrits SAUVAGEAU (1929).

Arrivés à maturité, ils ont libéré des zoïdes, à partir desquels nous avons obtenu, dans un cas et durant trois générations successives, des protonémas porteurs uniquement de zoïdocystes semblables. Comme les plantes délophycées produites dans ces mêmes cultures étaient encore trop jeunes pour avoir pu contribuer à la production de ces protonémas, on doit admettre que ceux-ci se reproduisaient directement, par les zoïdes de leurs zoïdocystes fonctionnant comme spores directes, et que par conséquent ils se comportaient comme des pléthysmothalles, de même que certains protonémas des cultures de P. DANGEARD (1963). Par conséquent, nos observations confirment les résultats de cet auteur : les protonémas du *P. fascia* peuvent, à la façon de pléthysmothalles vrais, émettre des zoospores qui assurent leur reproduction directe. Toutefois, il s'agit là d'un comportement rare dans nos cultures, et, de façon habituelle, les protonémas porteurs de frondes délophycées et de zoïdocystes pluriloculaires ont engendré des pléthysmothalles porteurs à nouveau des unes et des autres.

C) LE DÉVELOPPEMENT DES FRONDES DÉLOPHYCÉES EN CULTURE ET LEUR FRUCTIFICATION

Les frondes développées sur les protonémas de nos cultures, huit mois environ après le début de celles-ci sont, à l'origine, de simples filaments unisériés. Peu après, ils s'accroissent en hauteur et en largeur par de nombreuses divisions, transversales et longitudinales, diffuses sur toute la longueur du filament primaire. Parfois se forment également des poils.

Il arrive qu'une seule fronde se développe sur le protonéma, qui est, dans ce cas, souvent très réduit (pl. III, 3). Mais la plupart du temps il en est produit plusieurs, chaque pseudo-disque en portant une ou deux, ou davantage. Elles sont rubanées et recourbées en forme de faucille, comme celles des plantes-mères. La figure 6 montre un disque protonémien, très épais, fixé par de nombreux rhizoïdes, qui porte cinq frondes adultes du *Petalonia fascia*, var. *fascia*, provenant de Banyuls.

Les frondes adultes, dans nos cultures, sont devenues pour la plupart fertiles, en produisant des zoïdocystes pluriloculaires identiques à ceux des frondes observées dans la nature, et tout-à-fait différents de ceux qu'avaient portés les protonémas (fig. 4). Ils formaient des sores relativement peu étendus (fig. 5, d), sur l'un desquels nous avons pu constater que le nombre des logettes des zoïdocystes était le même que sur la plante-mère (originale de la Manche), c'est-à-dire compris entre 4 et 6.

D) NOMBRES CHROMOSOMIQUES DU *P. fascia* : LA MITOSE DANS LES THALLES DÉLOPHYCÉS ET DANS LES THALLES ADÉLOPHYCÉS.

Le noyau des cellules végétatives mesure, au repos, environ $3 \times 2 \mu$.

a) Dans le cas des frondes, nous n'avons pu observer qu'un seul stade de mitose. Il s'agissait d'une fin de prophase, dans une cellule corticale, transformée en cellule-mère de zoïdocyste pluriloculaire, sur une plante récoltée dans la nature, et dont une moitié avait servi à l'établissement d'une de nos cultures. Le noyau avait alors environ 5μ de diamètre, et nous y avons compté approximativement 22 chromosomes.

b) La mitose est plus facile à observer dans les jeunes protonémas, en culture. Au début de leur développement, leurs cellules se divisent assez activement et les noyaux en division atteignent entre $4,5 \times 2$ et $6 \times 3 \mu$. Sur une dizaine de ces noyaux, au stade de fin de prophase ou de métaphase, nous avons compté entre 20 et 24 chromosomes environ, à savoir pour les plantes de Bretagne : 24 chromosomes dans le cas de la figure 8, a, et 22 dans celui de la figure 8, d, et pour les plantes méditerranéennes : 22 chromosomes dans le cas de la figure 8, b, et 19 dans celui de la figure 8, c.

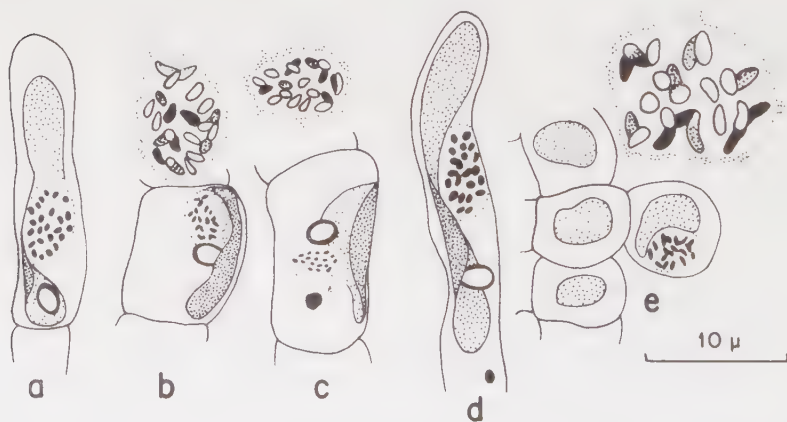


FIG. 8. — Stades de mitose observés dans les protonémas jeunes et dans les plantes délophycées de la nature : a, b, c, d. protonémas aux stades de deux et trois cellules, portant respectivement 24, 22, 19 et 22 chromosomes; e. début de formation d'un zoïdocyste pluriloculaire dans les cellules corticales d'une fronde jeune, montrant 22 chromosomes.

Ces quelques nombres, bien qu'évalués approximativement, sont tous du même ordre, et prouveraient que le cycle du *Petalonia fascia* est bien monogénétique pour les plantes européennes. Cela confirme l'absence de copulation entre les zoïdes issus des zoïdocystes des frondes délophycées constatée dans nos cultures comme dans celles des autres auteurs européens.

E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En définitive les résultats de nos cultures, ajoutés à ce qui était déjà connu du cycle de reproduction du *Petalonia fascia*, nous permettent de conclure qu'en Europe cette espèce possède un cycle *monogénétique* et *asexué*, vraisemblablement *diploïde*. En effet :

a) Les thalles délophycés sont composés d'un protonéma, généralement garni de pseudo-disques et de frondes dressées portant des zoïdocystes pluriloculaires disposés en sores continus sur toute l'étendue de leur surface. Ces thalles sont probablement diploïdes, mais leur nombre chromosomique n'a pu être évalué qu'une seule fois, dans la cellule de base d'un zoïdocyste pluriloculaire en formation. Il est de 22 chromosomes environ.

b) Les zoïdes des sporocystes pluriloculaires des thalles délophycés sont formés sans doute sans méiose, et fonctionnent comme des spores directes, assurant la reproduction asexuée du thalle délophycé. Ils produisent des protonémas soit purement filamenteux, soit garnis de pseudo-disques, ou même entièrement discoïdes, qui engendrent ensuite les frondes dressées du thalle. Le nombre chromosomique de ces protonémas, déchiffré dans plusieurs stades de mitose sur des filaments protonémiens très jeunes, se rapproche de celui qui a été trouvé pour la fronde délophycée. Il est compris entre 20 et 24 chromosomes environ.

c) A côté des frondes dressées des thalles délophycés, les protonémas produisent directement des zoïdocystes pluriloculaires, sessiles ou courtement pédicellés, d'un type très différent de ceux qui naissent sur les frondes délophycées. Leurs zoïdes sont des spores directes, capables d'assurer une reproduction directe des protonémas, dont on peut ainsi obtenir plusieurs générations successives.

De forme réduite et filamenteuse, les protonémas de ces diverses générations peuvent tous, en même temps, produire de jeunes frondes dressées. De la sorte, les protonémas du *Petalonia* peuvent donc se comporter à la fois comme des pléthysmothalles diploïdes, se

reproduisant directement par des zoospores asexuées, et comme des protonémas typiques, producteurs de frondes dressées. Cela souligne l'homologie qui existe chez les Phéophycées, d'une façon générale, entre les pléthysmothalles diploïdes et les protonémas des thalles diploïdes, les premiers étant des protonémas qui, au lieu de produire des frondes délophycées, se multiplient eux-mêmes asexuellement par des zoospores directes.

CHAPITRE IV

STRIARIA ATTENUATA

Cette Algue appartient à la famille des Striariacées, dans l'ordre des Dictyosiphonales qui se place parmi les Phéosporées hétérogénératées et planogames. Nous avons effectivement observé sa planogamie, et l'existence, chez elle, d'un cycle digénétique hétéromorphe, mais nous avons en outre constaté que ce cycle peut coexister avec un autre, monogénétique et uniquement diplophasique, et qu'il y a aussi chez cette espèce des pléthysmothalles haploïdes analogues à ceux du *Sauvageaugloia griffithsiana*.

A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE ET SUR LE CYCLE DU *Striaria attenuata*

1) *Habitat, distribution géographique*

Le *S. attenuata* vit dans les régions tempérées et septentrionales d'Europe et d'Amérique. En Europe, il croît sur les côtes d'Ecosse, d'Irlande, d'Angleterre, de Norvège et de Suède, ainsi qu'en France, dans l'Atlantique et dans la Manche. Quelques auteurs (voir HAMEL, 1931-1939) l'ont signalé sur les côtes méditerranéennes.

Partout, sous sa forme délophycée, il est relativement commun et se développe sur les pierres et les coquilles, ou en épiphyte sur d'autres algues, au niveau des basses mers. On l'a aussi dragué en profondeur, entre 5 et 25 m (Suède, Danemark, France). Sur les côtes françaises de la Manche, où nous l'avons récolté, on le trouve en général vivant en épiphyte sur le *Polysiphonia brodiaei*, dans les flaques au niveau des *Pelvetia*.

2) *Cycle végétatif saisonnier dans la nature; fructification*

Cette espèce est annuelle. Sur nos côtes, elle apparaît de février à mai et sa période de fructification s'étend pratiquement sur toute

cette période de l'année. En Angleterre et en Scandinavie, c'est au contraire une espèce estivale, fertile de juin à août.

3) Description de la plante délophycée; ses variétés

La fronde du *S. attenuata* décrite par GREVILLE (1830) sur un spécimen originaire d'Ecosse, est formée de rameaux cylindriques et tubuleux, auxquels CHADEFAUD (1960) attribue la valeur de cladomes cortiqués sans axe, réduits au cortex pleuridien.

D'abord pleins, ces rameaux se creusent d'une lacune centrale à mesure que le thalle vieillit. Sur le rameau primaire, les rameaux secondaires sont généralement opposés, parfois verticillés par quatre. Ils sont amincis à leurs deux extrémités et tous terminés par un poil, et portent, à leur tour, des rameaux de troisième ordre disposés de façon semblable.

Sur nos côtes, le *Striaria* se rencontre sous deux formes :

a) la forme *attenuata* qui mesure 5 à 25 cm de hauteur, et dont les rameaux, de consistance ferme, n'excèdent pas 2 mm d'épaisseur. C'est la forme des stations battues;

b) la forme *fragilis* (J. Ag.) Kjellm., qui peut atteindre 50 cm de hauteur et 10 mm de diamètre. C'est la forme de profondeur et des eaux calmes. Elle diffère de la première uniquement par l'aspect de son thalle, mou et assez fragile.

4) Localisation des organes reproducteurs

À l'état fertile, la plante délophycée ne produit que des zoïdocystes uniloculaires, disposés en sores qu'entourent des poils et des filaments assimilateurs dénommés pseudo-paraphyses par HAMEL (1931-1939). Sur les rameaux jeunes ces sores sont disposés en verticilles. Ils sont, au contraire, souvent isolés sur les rameaux âgés.

5) Description des organes reproducteurs : zoïdocystes uniloculaires et leurs zoïdes

Les zoïdocystes naissent chacun d'une des cellules corticales du thalle et ils sont portés par un pédoncule uni- ou bicellulaire. D'abord sub-ovoïdes, à l'état jeune, ils deviennent ensuite globuleux, avec un diamètre, en moyenne, de 30 μ . Ils sont généralement entourés d'une membrane épaisse.

Les zoïdes issus de ces sporocystes mesurent 7 à 8 μ . Ils sont de forme ovale allongée (fig. I, a) et munis de deux flagelles d'inégale longueur, insérés près du stigma. Un chromatophore unique

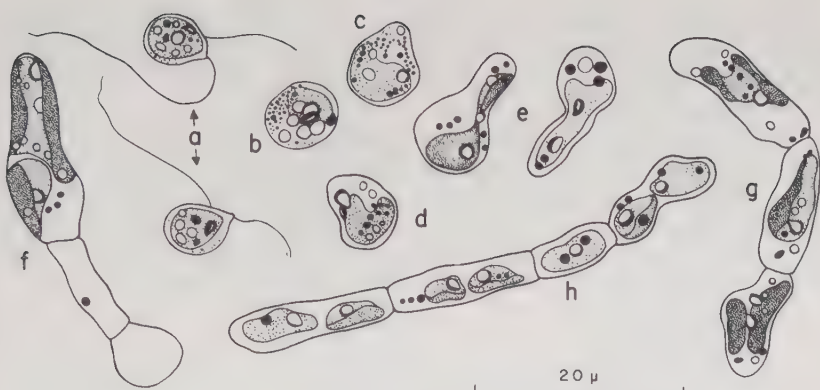


FIG. 1. — Germination directe des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires : zoïdes à deux flagelles, et à plaste unique porteur d'un stigma et d'un pyrénoloïde; *b*. embryospore riche en inclusions lipidiques; *c* et *d*. idem, sur le point de germer; *e*. germination de la spore en un tube où s'étire le chromatophore avant de se diviser; *f*, *g*, *h*. stades de croissance des prothalles, en *f*. le contenu de la spore est passé dans le tube germinatif.

est logé dans la partie postérieure du zoïde, il porte un stigma en amande, souvent assez réduit, parfois même peu ou pas visible, et un pyrénoloïde en forme de poire, porté par un pédicelle. Le flagelle antérieur est une fois et demie plus long que le zoïde, le flagelle postérieur, plus court, se termine par un épaississement caractéristique.

Le cytoplasme des zoïdes est abondamment garni de physodes réduits pour la plupart à de très fins granules, parmi lesquels seuls quelques-uns sont un peu plus gros (fig. 1, *b* et *c*). Ces corpuscules donnent à la cellule une intense couleur bleue après coloration vitale au bleu de crésyle. Mais, la cellule est surtout bourrée de très grosses inclusions sphériques qui, très réfringentes et colorables au bleu B. Z. L., sont de grosses gouttelettes lipidiques constituant une substance de réserve de très jeunes cellules (fig. 1, *b*). Enfin, une vacuole située au centre de la cellule se colore vitalemment en violet, par le bleu de crésyle.

6) Cycle du *St. attenuata*, d'après Kylin

La destinée des zoïdes produits par les sporocystes uniloculaires de la plante délophycée a été suivie par KYLIN (1934). Cet auteur a travaillé sur le *S. attenuata* forma *attenuata*, qui se trouve le long de la côte occidentale de Suède, à une profondeur de 5 à 20 m. Il l'a récolté fertile de juin à août et a obtenu une germination directe des zoïdes, donnant des filaments ectocarpoides. Ceux-ci se

sont ramifiés abondamment et irrégulièrement, jusqu'à former de véritables enchevêtrements, sur lesquels se sont développées, après un mois, de jeunes plantes de *Striaria*. Ces plantes n'ont montré aucun signe de fertilité.

KYLIN considère ce thalle rampant comme un protonéma diploïde qui redonne, par bourgeonnement latéral, des plantes de *Striaria*, et il en conclut qu'il y a eu disparition de toute sexualité chez cette espèce, par apoméiose. Les zoïdes seraient donc également diploïdes et reproduiraient les thalles directement. Le cycle serait ainsi sexué, monogénétique et entièrement diploïde.

B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (PROTONÉMAS, PROTHALLES ET PLÉTHYSMOTHALLES) ET LE CYCLE ONTOGÉNIQUE DU *S. attenuata*.

Nos cultures ont été établies à partir des zoïdes produits par les thalles délophycés des deux formes du *Striaria*. Les échantillons de la forme *attenuata* ont été récoltés en deux points de la côte bretonne : la baie de Primel et la rade de Brest (Pointe du Binde); ceux de la forme *fragilis* provenaient exclusivement du vivier de la Station biologique de Roscoff.

Les cultures ont été, par mesure de sécurité, recommencées six fois de suite, à des époques de l'année qui, variant entre les mois de février et mai, couvraient toute la période pendant laquelle se rencontre la plante délophycée. Le comportement des zoïdes s'est révélé, d'un essai à l'autre, stable ou variable, mais identique pour les deux variétés. Nos résultats sont tout autres que ceux obtenus en Suède par KYLIN. En particulier, ils montrent l'existence, dans le cycle du *Striaria attenuata*, de plantes adélophycées de trois sortes : des *protonémas*, déjà vu par KYLIN, des *prothalles*, jusqu'ici inconnus, et en outre des *pléthysmothalles* que nous sommes également la première à avoir observés. Ils montrent aussi que ce cycle est particulièrement complexe, car il peut ou non, selon les cas, comporter l'alternance de sporophytes et de gamétophytes.

1) *Le comportement et la germination des zoïdes produits par la plante délophycée*

Ces zoïdes, suivant un processus souvent décrit, sont émis en une masse compacte par le zoïdocyste. Quelques secondes après s'être libérés de cette masse, la plupart d'entre eux nagent vivement dans tous les sens, et ceci parfois pendant plusieurs heures. Leur phototactisme est nul lorsque l'émission est provoquée; il est nettement positif lorsque elle se fait spontanément à son heure.

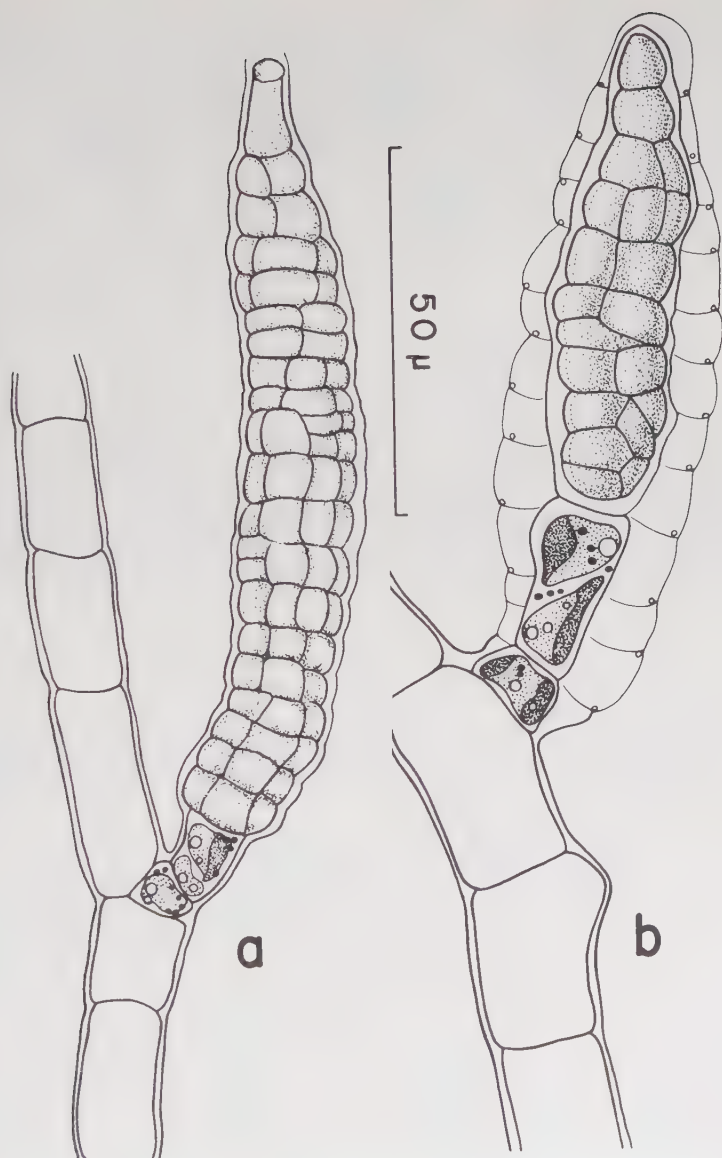


FIG. 2. — Deux zoöcystes pluriloculaires engendrés par les prothalles :
a. en partie vidé de ses zoïdes; *b.* développé dans la membrane d'un autre
 zoöcyste pluriloculaire, déjà vidé.

En plein mouvement, les zoïdes ont une forme allongée, ovale plutôt que piriforme. Aussitôt leur période de motilité terminée, ils se fixent au substratum, s'arrondissent, leurs flagelles se résorbent, et ils s'enveloppent d'une membrane apparente (fig. 1, b).

Si l'on observe une lame de culture aussitôt après l'émission des zoïdes, on peut constater que ceux-ci sont de tailles variées, allant de 4 à 8 μ de longueur. D'autre part, on peut ensuite constater qu'ils peuvent se comporter, *soit comme des zoospores, qui germent directement, soit comme des gamètes, qui copulent.*

a) Les zoïdes fonctionnant comme zoospores

L'examen attentif et répété des zoïdes en mouvement, nous a permis de constater que ceux qui nagent activement, puis se fixent, c'est-à-dire la majorité d'entre eux, germent directement, après un temps de latence qui, après leur fixation, est normalement de 2 ou 3 heures, mais peut aller parfois jusqu'à 12 ou 24 heures. Toutefois, phénomène constant et remarquable, il y a toujours aussi désagrégation d'un grand nombre de ces zoïdes qui, une fois fixés, laissent échapper leur contenu par rupture de leur membrane, ce qui rend clairement visibles leurs inclusions.

b) Les zoïdes fonctionnant comme gamètes; leur copulation

C'est seulement sur la forme *fragilis*, et une seule fois, que nous avons pu suivre complètement la copulation des zoïdes. Mais dans les deux formes, nous avons souvent observé, dans nos cultures, des stades de ce phénomène.

Sur la forme *fragilis*, nous avons vu (fig. 3, e, f, g, h, i) les zoïdes, à peine libérés, s'unir par couples dans lesquels les deux conjoints s'accolent par le côté puis, l'un paraissant absorber l'autre, se fusionnent presque instantanément, mais toutefois incomplètement. Le zygote ainsi formé garde longtemps une forme allongée et irrégulière; il s'étire puis se ramasse sur lui-même, successivement et à plusieurs reprises. En même temps, il tourne sans arrêt par des mouvements saccadés et incessants. Les flagelles subsistent longtemps; ils ne sont résorbés que lorsque le zygote finalement s'arrondit tout-à-fait et s'immobilise. A ce moment la fusion est achevée; elle dure une vingtaine de minutes.

Dans les deux formes, dans presque toutes nos cultures, de même que sur des lames fixées 24 ou 48 heures après l'émission des zoïdes, des stades de copulation, ainsi que de nombreux zygotes arrondis, contenant deux chromatophores et deux stigmas, ont été fréquemment visibles (fig. 3, k à u).

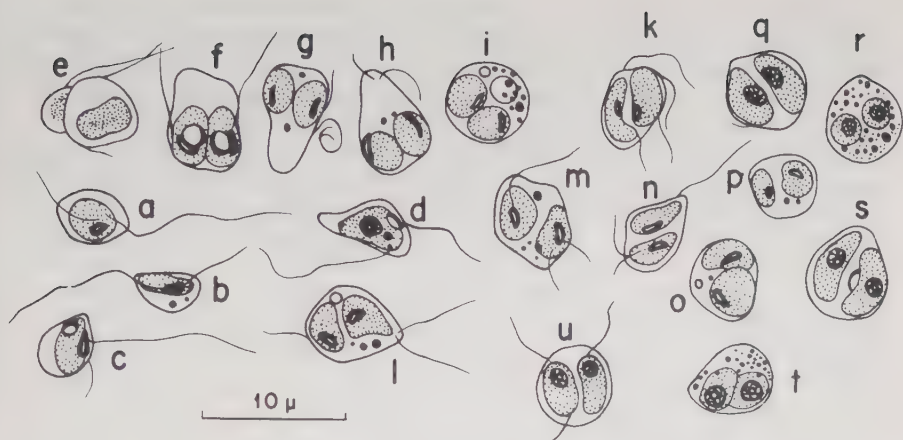


FIG. 3. — Copulation des zoïdes issus des zoödocystes uniloculaires : a, b, c. zoïdes (sur le vivant) ; d. zoïde fixé dont on aperçoit le noyau ; e, f, g, h, i. stades successifs de la copulation des zoïdes, observés directement, les deux plastes avec leur stigma demeurent visibles tout le temps alors que les flagelles sont entièrement résorbés en i ; k, l, m, n, o, p. zygotes (matériel vivant) montrant chacun deux plastes et deux stigmas ; r, s, t, u, v. zygotes fixés dont on distingue les noyaux encore non fusionnés.

Notons ici, également, comme nous l'avons déjà fait chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* (v. ch. I, p. 84), la présence de grosses sphères qui, provenant de l'union de plusieurs zoïdes, contenaient 2, 3 ou 4 chromatophores et stigmas et atteignaient jusqu'à 30 μ . Leur membrane, très mince, se rompait après quelques heures. Leur formation semble relever, comme celle des zygotes, d'une tendance à la copulation, mais se manifestant de façon aberrante.

La taille des zygotes qui en résultent, varie entre 8 et 12 μ , variation explicable par celle des zoïdes. Nous n'avons jamais observé de groupes de copulations.

c) La germination des zoïdes fonctionnant comme zoospores

A sa germination, la spore s'allonge en un tube germinatif (fig. 1, e et f). A ce stade le chromatophore est toujours unique et son stigma encore souvent visible (fig. 1, e) après formation de la membrane cellulaire. KYLIN affirme avoir vu des zoïdes contenant deux chromatophores dont un seul portait un stigma. Malgré un très grand nombre d'observations, nous n'avons jamais trouvé de zoïdes pourvus de deux chromatophores lors de leur sortie du zoödocyste.

Dans certains cas, le contenu de la spore passe tout entier dans le tube germinatif, avec son chromatophore encore unique et le stigma encore souvent distinct (fig. 1, *f*). Mais plus fréquemment le chromatophore s'étire en même temps que l'embryospore et donne, par division, deux chromatophores-fils dont l'un seulement émigre dans le tube de germination (fig. 1, *e*). A mesure que ce tube s'allonge, il se transforme en un filament cloisonné, dans lequel les chromatophores se multiplient, de façon qu'il y en ait deux ou trois par cellule (fig. 1, *h*). Les globules lipidiques sont alors très abondants; il semble même que la substance lipidique forme une couche continue, qui tapisse littéralement la paroi interne des cellules en voie de croissance. Des colorations au bleu B.Z.L., effectuées à plusieurs stades, en révèlent la présence constante. Des physodes, en forme de fines granulations, sont les uns épars sous la paroi cellulaire, les autres groupés à la base des cellules.

d) La germination des zygotes

Il n'y a pas de différence entre le processus de germination des zygotes et celui des zoospores. Cependant on ne voit que très rarement des embryospores dont le contenu émigre tout entier dans le tube de germination, et d'autre part, le nombre de chromatophores, qui est de deux au départ, est généralement plus élevé dans les

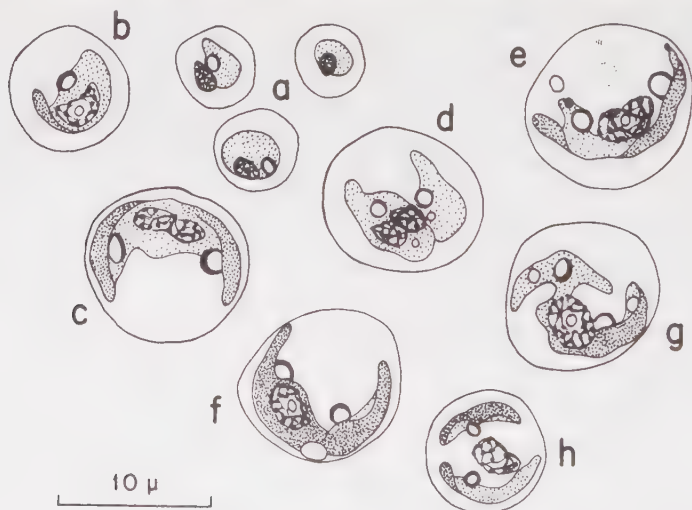


FIG. 4. — Zygotes âgés de 48 heures, formés par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires des prothalles, montrant un accroissement de la taille caractéristique. En *b*, *e*, *f*, *g*, *h*, la caryogamie est consommée; en *c* et *d*, elle est inachevée. *b*, *c*, *e*, *f*, *g*, *h*. montrent une fusion apparente des chromatophores. En *a*, trois zoïdes parthénogénétiques arrondis, à comparer avec les zygotes quant à la taille et la grandeur des noyaux.

cellules du filament obtenu. Il arrive qu'au départ un seul des deux chromatophores se divise en deux plastes-fils. Demeurent alors dans l'embryospore l'un de ceux-ci et le chromatophore non divisé; l'autre chromatophore passe seul dans le tube de germination.

A la façon des zoïdes fonctionnant comme spores, les zygotes sont bourrés de globules lipidiques très gros; leurs physodes sont généralement réduits à de fins granules. Il y a production d'un unique tube de germination. Avant de germer, le diamètre des zygotes augmente de façon remarquable (fig. 4).

2) *Thalles adélophycés produits par les zygotes : protonémas générateurs de frondes délophycées; cycle monogénétique*

Quand les zoïdes des thalles délophycés se comportent comme des gamètes, les zygotes résultant de la copulation de ceux-ci produisent, en germant, des thalles adélophycés qui sont des protonémas, et dont chacun n'est que la partie primaire, adélophycée, d'un thalle dont la partie secondaire est formée de frondes au contraire délophycées.

Dans le développement de ces protonémas, le premier filament engendré par le zygote se ramifie et projette d'abord, dans tous les sens, des rameaux rampants, qui se fixent à la lame de culture par des rhizoïdes, puis ensuite des rameaux dressés, généralement courts. En fin de croissance se trouvent ainsi formées des masses de filaments enchevêtrés (pl. IV, 1), visibles à l'œil nu, ces masses sont arrondies; leur diamètre atteint parfois 1 à 2 cm, elles peuvent même s'étendre et couvrir entièrement les lames de cultures. Leurs cellules contiennent 3 ou 4 chromatophores lobés, portant chacun un pyrénioïde pédicellé.

Par la suite, certains des rameaux courts dressés des protonémas se développent et engendrent chacun une fronde délophycée, par un mécanisme qui sera étudié plus loin.

Parfois, cependant, le protonéma est réduit à un très court filament qui produit un ou plusieurs rhizoïdes, et donne immédiatement naissance à une fronde délophycée (fig. 10).



FIG. 5. — Schéma du cycle court, monogénétique, provenant de la copulation des zoïdes des zoidocystes uniloculaires.

Dans tous les cas, les frondes obtenues sont semblables à celles des plantes délophycées observables dans la nature, et à partir desquelles ont été faites les cultures, et elles sont pareillement productrices de sporocystes uniloculaires. Leur développement boucle donc un cycle à génération unique, qu'on peut représenter selon le schéma de la figure 5.

Mais on va voir que ce cycle n'est pas le seul dont soit capable le *S. attenuata*.

3) *Thalles adélophycés produits par les zoïdes fonctionnant comme spores : prothalles; cycle digénétique-hétéromorphe*

Les zoïdes fonctionnant comme spores, engendrent, sans copulation préalable, des thalles adélophycés en apparence identiques, au début de leur développement, aux protonémas produits par les zygotes, mais cependant très différents par leur destinée, qui est de former des sporocystes pluriloculaires, et non des frondes délophycées. Comme certains au moins des zoïdes émis par leurs zoïdocystes fonctionnent comme gamètes, ces thalles sont des gamétophytes de taille réduite, à organisation simple, donc des prothalles.

a) *Le développement des prothalles*

Il est semblable à celui des protonémas : le zoïde produit un filament qui se ramifie dans tous les sens, très abondamment, ses rameaux forment un feutrage assez lâche, et leur ensemble constitue un thalle rampant; lorsqu'on a pris la précaution, avec une pipette, de ne mettre, sur la lame de culture, qu'un nombre réduit de zoïdes, les thalles rampants obtenus sont séparés les uns des autres et prennent l'aspect de pseudo-disques (pl. IV, 1).

Sur chaque lame de culture se trouvent mélangés des protonémas, provenant des zygotes, et des prothalles, provenant des zoïdes fonctionnant comme spores. Au début, il est très difficile de les distinguer. En particulier, on ne peut le faire d'après leur taille, qui pour les uns comme pour les autres est très variable, du fait qu'est très variable aussi celle des zoïdes générateurs. C'est seulement lorsqu'ils atteignent un diamètre d'environ 300 à 500 μ qu'il devient facile de reconnaître les protonémas, producteurs de frondes délophycées, et les prothalles, qui se garnissent de sporocystes pluriloculaires.

b) *Les zoïdocystes des prothalles*

Tous pluriloculaires (pl. IV, 2 et fig. 2), ils sont très grands : dans nos cultures, ils ont atteint jusqu'à 80 à 100 μ . Ils sont le plus

souvent bi- ou plurisériés; et fortement étranglés au niveau des cloisons séparant les locules de chaque série.

La sortie de leurs zoïdes a lieu généralement par leur sommet (fig. 2, *a*). Toutefois, il arrive aussi que chacun de ceux-ci s'échappe isolément de la logette où il s'est formé, par un pore percé dans la paroi de celle-ci. On trouve en effet de nombreux zoïdocystes vides dont les logettes sont encore bien visibles, et pourvues chacune d'un tel pore (fig. 2, *b*).

Souvent, dans un zoïdocyste vide, se forme un zoïdocyste secondaire (fig. 2, *b*). Celui-ci peut être remplacé par un filament végétatif, qui s'allonge au-delà du sommet du sporocyste.

c) Les zoïdes des prothalles

Ainsi émis, ils sont de forme allongée, et semblables à ceux de la plante délophycée par leur cytologie et la diversité de leur taille, allant de 4 à 8 μ . Cependant, ils ont une motilité moindre, leur temps de nage ne dépassant pas, au maximum, une heure environ. Ils sont doués d'un phototactisme nettement négatif, qui les fait se réfugier à la périphérie de la lame de culture, ou sous les thalles dont ils sont issus.

Comme ceux de la plante délophycées ils fonctionnent, les uns comme des *gamètes* dont la copulation produit des zygotes, les autres, par parthénogenèse, comme de simples *spores*.

d) Les zygotes produits par les zoïdes des prothalles fonctionnant comme gamètes

Ils ont pu être observés dans nos cultures (fig. 3 et 4) mais non, malheureusement, et comme chez la plupart des Phéophycées, la copulation présidant à leur formation.

On sait d'ailleurs qu'elle n'est que très rarement visible chez ces Algues, du fait que les zoïdes des organes pluriloculaires, en culture, sont souvent émis isolément, qu'ils ne sont jamais très abondants, et pas tous mûrs au même moment. Mais nous avons, par contre, trouvé dans toutes nos cultures des embryospores à deux chromatophores et deux stigmas, montrant toutes l'accroissement de taille caractéristique des zygotes chez cette espèce : ces embryospores mesurent de 10 à 20 μ (fig. 4, *c, d, e, f, g, h*). Cytologiquement, elles ressemblent à celles de la première génération; elles sont pareillement bourrées de physodes de différentes grosseurs (fig. 3, *r* et *t*). Il ne fait pas de doute qu'il s'agisse de zygotes.

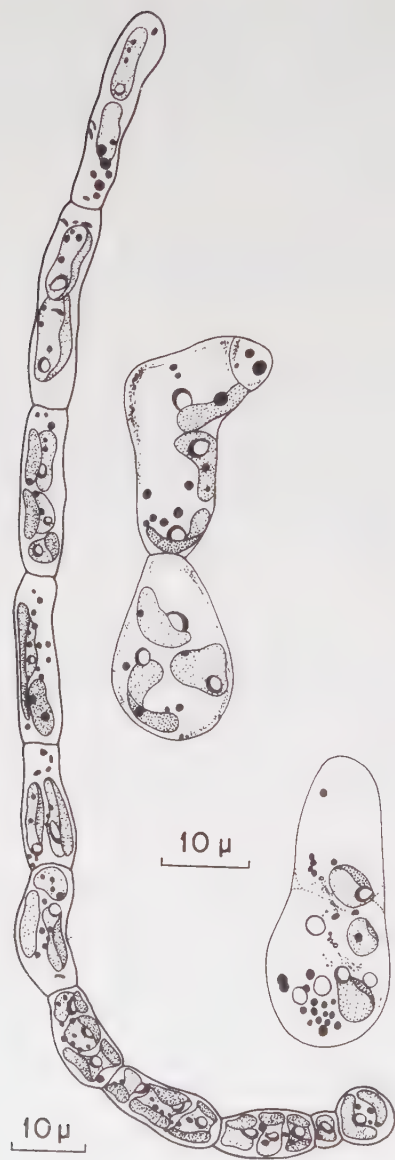


FIG. 6. — Premières étapes du développement des thalles adélophycés diploïdes (= protonémas) issus des zygotes.

e) Le développement des proténomas nés de ces zygotes et la production de frondes délophycées

En germant, chaque zygote s'allonge en un tube court et large où passe ordinairement un de ses deux chromatophores. Ceux-ci semblent ensuite se diviser plus rapidement que les cellules, de sorte qu'on en trouve très vite trois ou quatre dans chacune de celles-ci (fig. 6). Le premier filament ainsi formé se ramifie par de nombreuses proliférations latérales, et ses ramifications, fortement intriquées, constituent un protonéma qui émet ensuite des rameaux dressés, sur lesquels naissent, à un stade ultérieur, de nouvelles frondes délophycées (fig. 8 et pl. IV, photo 3).

De la sorte, les zygotes provenant des prothalles se comportent tout à fait comme ceux qui proviennent des plantes délophycées, et ils engendrent pareillement de nouvelles plantes délophycées, à zoïdocystes uniloculaires. Seulement, ils le font au terme d'un cycle à générations alternantes et dissemblables, illustré par le schéma de la figure 7.

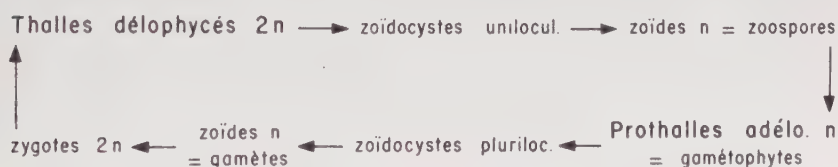


FIG. 7. — Schéma du cycle digénétique, hétérogénérateur.

Ainsi donc, le *Striaria* est capable de boucler deux cycles sexuels bien distincts : un cycle à génération unique constituée par les plantes délophycées, lorsque les zoïdes de ces plantes fonctionnent comme gamètes, et un cycle à générations alternantes constituées l'une par les plantes délophycées, l'autre par les prothalles, lorsque ces mêmes zoïdes fonctionnent comme spores. Ces deux cycles coexistent parallèlement dans les cultures, où le cycle monogénétique, d'après nos observations, est le moins fréquent, mais paraît, néanmoins, réalisé dans 30-40 % des cas.

A la coexistence de ces deux cycles s'ajoute un autre phénomène, dû au fait qu'une partie des zoïdes des prothalles fonctionnent comme spores, et non comme gamètes. Nous allons maintenant l'étudier.

- 4) *Thalles adélophycés produits par les zoïdes des prothalles, fonctionnant comme spores : pléthysmothalles, et phénomènes d' « agamie » chez le St. attenuata*

Ceux des zoïdes des prothalles qui fonctionnent comme spores engendrent des thalles adélophycés tout à fait semblables, en apparence, aux prothalles, et pareillement porteurs de zoïdocystes pluriloculaires. Il ne s'agit cependant pas de vrais prothalles, car les zoïdes émis par ces zoïdocystes ne fonctionnent que comme spores, non comme gamètes. Nous retrouvons ainsi le phénomène « d'impu-

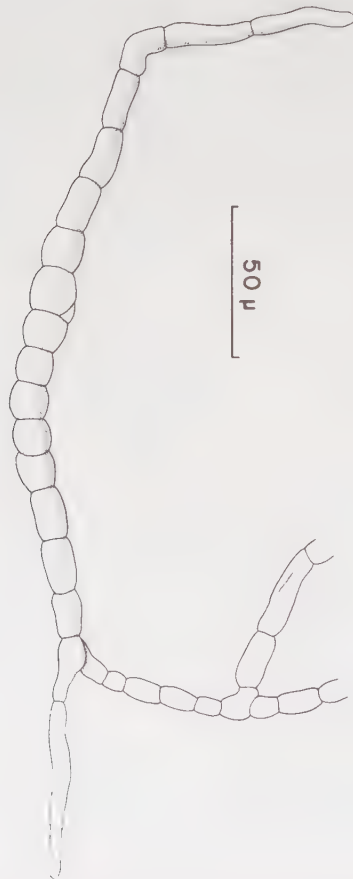


FIG. 8. — Filament primaire, monosiphonné, d'une fronde dressée, sur son protonéma. On aperçoit un début de cloisonnement longitudinal, ainsi qu'un premier rhizoïde à la base du filament.

berté » décrit plus haut (chapitre I) chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* : quand ils fonctionnent comme spores, les zoïdes des prothalles du *Striaria* engendrent en réalité, non pas de nouveaux prothalles, mais des *pléthysmothalles*.

De ceux-ci, les zoïdes fonctionnant toujours comme de simples spores, donnent naissance à de nouveaux pléthysmothalles, identiques à ceux dont ils dérivent. Nous avons pu obtenir ainsi plusieurs générations successives de pléthysmothalles, sans voir jamais aucun d'eux émettre de zoïdes capables de fonctionner comme gamètes.

Comme dans le cas du *S. griffithsiana*, on doit penser que les zoïdes des prothalles fonctionnant comme spores sont des gamètes parthénogénétiques, auxquels la parthénogenèse est imposée par un facteur d'« impuberté », qui empêche leur copulation, mais par contre permet leur germination. Ils transmettent ce facteur aux pléthysmothalles, qui ensuite le conservent de génération en génération, et sont donc ainsi des *prothalles agames*, se multipliant directement par leurs zoïdes, fonctionnant tous comme « spores directes ». Se peut-il qu'au bout d'un certain nombre de générations l'« impuberté » soit levée, et qu'on réobtienne ainsi des prothalles « pubères » ? Jusqu'à présent, nous n'avons observé ce retour à la

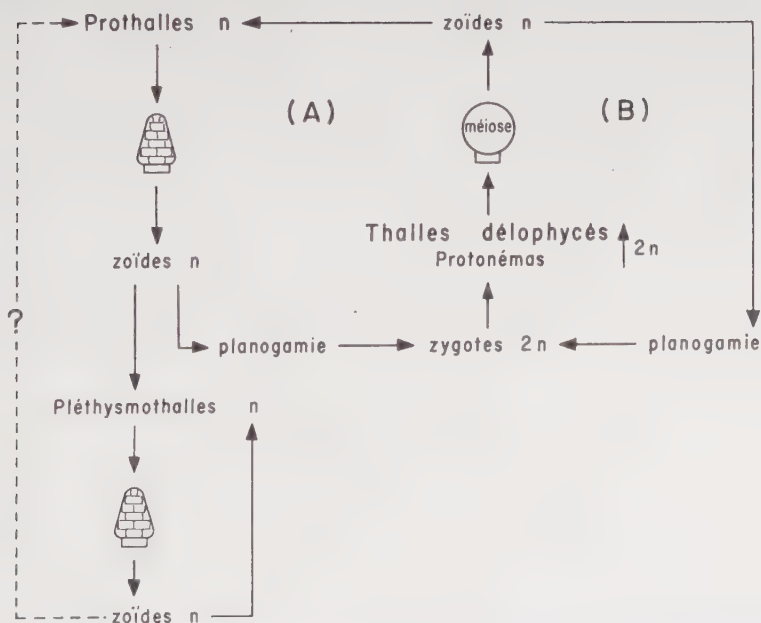


FIG. 9. — Représentation graphique du double cycle manifesté dans nos cultures par le *Striaria attenuata*.

sexualité que chez le *Stictyosiphon adriaticus*, qui sera étudié plus loin, mais non encore chez le *Striaria*, et non plus chez le *Sauvageaugloia griffithsiana*, ni aucune des autres espèces étudiées, où on peut admettre sa possibilité, mais sans que celle-ci soit démontrée.

Compte tenu de l'existence des pléthysmothalles, l'ensemble des deux cycles possibles du *St. attenuata* est représenté par le schéma de la figure 9.

On remarquera que dans ce « système de cycles » les plantes délophycées et les prothalles sont à la fois des gamétophytes et des sporophytes.

C) LE DÉVELOPPEMENT DES PLANTES DÉLOPHYCÉES DANS LES CULTURES ET LEUR FRUCTIFICATION

1) Le développement des frondes des plantes délophycées

Chacune d'elles dérive, comme on l'a vu, d'un court filament, dressé et monosiphonné, engendré par le protonéma. Ce filament s'allonge, et ses cellules se multiplient par des divisions intercalaires, nombreuses et diffuses. Les premières de ces divisions sont transversales (fig. 8). Ensuite interviennent des cloisonnements longitudinaux, qui contribuent à épaissir le filament. A son sommet se développe un poil, par le jeu d'une croissance trichothallique, mais celui-ci n'apparaît parfois que très tard. Bientôt se forment des rameaux secondaires latéraux qui, contrairement au filament primaire, demeurent monosiphonnés.

Quand la jeune fronde est ainsi développée, ses cellules diffèrent beaucoup de celles du protonéma. Elles contiennent un grand nombre de chromatophores discoïdes, munis chacun d'un pyrénôïde piriforme, et entourés de physodes de différentes tailles, mais rarement très gros.

2) La fertilité des thalles délophycés

Ces thalles, dans nos cultures, ont atteint une taille de 1 à 2 cm, puis plusieurs sont devenus fertiles (fig. 10). A ce moment, chacun d'eux portait un certain nombre de sporocystes uniloculaires, naissant de cellules corticales; quelques thalles en étaient littéralement couverts (pl. IV, 4). Ces sporocystes étaient sphériques, comme ceux des plantes-mères, et ils étaient accompagnés de poils avec lesquels ils constituaient les sores verticillés, caractéristiques de l'espèce.

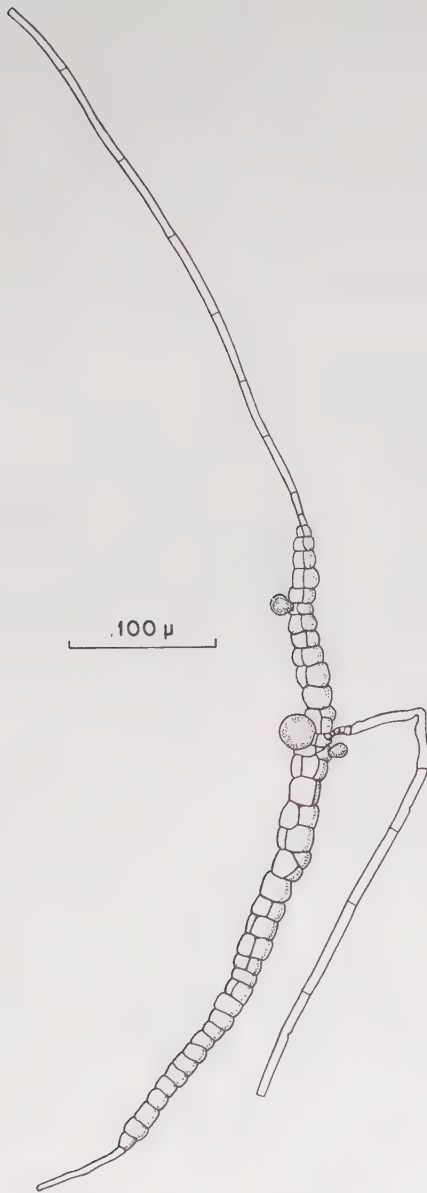


FIG. 10. — Jeune fronde délophycée, née en culture, sur un protonéma très réduit, portant deux poils dont l'un est terminal. Encore à peine cortiquée, elle a produit trois zoïdocystes uniloculaires.

Toutefois ils n'étaient pas entremêlés de pseudo-paraphyses comme on en trouve dans les sores des plantes des stations naturelles.

Malgré l'existence éphémère des plantes de nos cultures (un ou deux mois au maximum), leurs zoïdocystes sont arrivés à maturité. Ils ont alors libéré des zoïdes semblables à ceux de la première génération. Ces zoïdes ont engendré des prothalles à zoïdocystes pluriloculaires, à leur tour générateurs de pléthysmothalles, lesquels subsistaient encore en 1964, dans nos cultures du printemps 1962.

D) LE CYCLE CARYOLOGIQUE DU *Striaria attenuata*

Nous avons entrepris l'étude caryologique du *St. attenuata* sur des plantes délophycées, les unes de la forme *attenuata* récoltées au début de la saison dans la baie de Primel, les autres développées dans nos cultures, à partir des zygotes engendrés par les zoïdes de la forme *fragilis* récoltée à Roscoff.

Bien qu'il ne nous ait pas été possible de suivre complètement la méiose, nous en avons observé quelques stades dans les cellules-mères des zoïdocystes de plantes délophycées des deux provenances.

Quant aux mitoses, nous avons pu en faire une étude partielle dans des cellules végétatives de ces mêmes thalles, ainsi que dans les zoïdocystes jeunes au stade de la formation des zoïdes.

Au repos, le noyau du *Striaria* mesure entre 2 et 3 μ .

1) La mitose dans les cellules végétatives des thalles délophycés

Nous l'avons observée, à plusieurs reprises, dans les cellules des jeunes plantes délophycées de nos cultures, ainsi que dans celles des stations naturelles. Nous l'avons également étudiée dans les jeunes ramifications des frondes en voie de croissance, et dans les poils.

C'est au stade de prophase avancée que les chromosomes apparaissent le mieux, étalés sur la plaque équatoriale. Ils ont l'aspect de bâtonnets gros et courts, et on peut alors en compter 20 à 22 ce qui doit représenter le nombre diploïde.

2) La méiose dans les cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires des plantes délophycées

Ces cellules, quand va s'y produire la méiose, augmentent sensiblement de volume, jusqu'à atteindre 5 ou 6 μ . On les différencie aisément des autres par leur contenu très granuleux, où on ne distingue plus aucune des inclusions qui les remplissaient auparavant.

L'apparition de cet état s'observe sur des surfaces assez étendues de la fronde, et dans des zones situées à la base des poils, surfaces et zones qui, par la suite, deviennent des sores. NAYLOR (1958) a signalé le même fait chez une espèce appartenant à un genre voisin, le *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke.

Dès qu'il entre en division, le noyau des cellules ainsi transformées montre une structure finement réticulée. Des stades leptotène et pachytène (fig. 11, *b*, *c*, et *d*) sont repérables dans nos préparations, et durant tous ces stades, le nucléole demeure visible. Mais aucun stade de diacinèse n'a malheureusement pu encore être observé, de sorte qu'il n'a pas été possible de compter les chromosomes à la fin de la division hétérotypique.

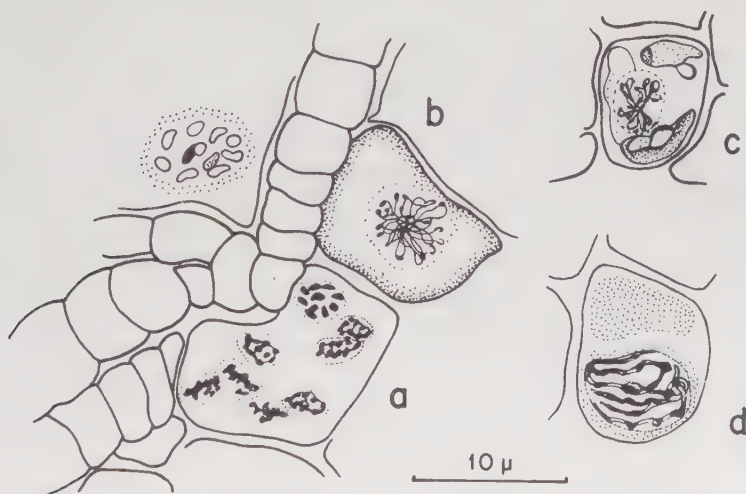


FIG. 11. — Stades de mitose et de méiose dans des frondes délophycées de la nature : *a*. une division dans une jeune zoïdocyste uniloculaire montrant $n=10$ chromosome; *b*, *c*, *d*. stades pachytène et diplotène observés sur des frondes de culture (*b*) et de la nature (*c* et *d*).

Cependant, dans un zoïdocyste jeune, dont le contenu, après cinq ou six mitoses, se divisait en zoïdes, nous avons observé une prophase avancée qui nous a permis de compter dix chromosomes environ (fig. 11, *a*). C'est là le nombre haploïde, indiquant qu'il y a bien eu méiose lors de la première division nucléaire.

3) La mitose dans les thalles adélophycés

Dans certaines de nos préparations, nous avons vu des zoïdes des plantes adélophycées, fonctionnant comme spores, au premier

stade de leur germination, alors que leurs noyaux étaient sur le point de se diviser. Dans deux cas, ceux-ci étaient en fin de prophase et nous avons pu y retrouver, approximativement, le nombre haploïde de 9 ou 10 chromosomes (fig. 12, c).

D'autre part, sur les filaments de thalles adélophycés très jeunes, environ huit à dix jours après le début de leur développement, nous avons pu dénombrer tantôt une dizaine (fig. 12, a et b), tantôt une vingtaine (fig. 12, e et d) de chromosomes. Ceci confirme, pour nous, la présence simultanée, dans nos cultures, de germinations, les unes haploïdes, issues de zoïdes fonctionnant comme spores et donnant des prothalles, les autres diploïdes provenant des zygotes et produisant les protonémas de thalles délophycés.

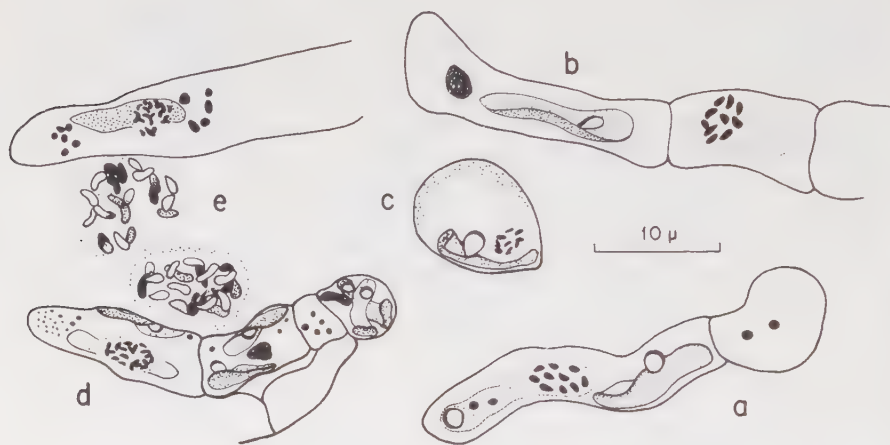


FIG. 12. — Stades de mitose dans des germinations de quelques cellules : a et b. filaments haploïdes portant 10 chromosomes; c. un zoïde haploïde en voie de germer ($n = 10$); d et e. filaments diploïdes portant $2n = 20$ et 22 chromosomes.

En définitive, bien que cette étude caryologique ait été incomplète, il semble établi que les prothalles du *S. attenuata*, et de même sans doute ses pléthysmothalles, sont haploïdes, avec $n =$ environ 10 chromosomes, que ses thalles délophycés (protonémas et frondes) sont diploïdes, avec $2n =$ environ 20 chromosomes, et que sur ceux-ci, dans les zoïdocystes uniloculaires, la formation des zoïdes est précédée d'une méiose.

E) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

De ce qui précède, il résulte que le cycle ontogénique du *Striaria attenuata*, tel que nous l'avons observé en France, n'est pas identique à celui que KYLIN (1934) avait observé en Suède.

Dans ce pays, selon cet auteur, il y a simplement reproduction directe et indéfinie des thalles délophycés par leurs zoïdes, qui se forment sans méiose, et fonctionnent toujours comme spores directes, et cela pourrait résulter de ce que, dans les zoïdocystes uniloculaires de ces thalles, il y a *apoméiose*, ce qui entraîne l'*apogamie* : les zoïdes seraient diploïdes, comme les thalles délophycés générateurs, et de ce fait ne copuleraient pas.

En France, au contraire, il n'y a *ni apogamie, ni apoméiose*. Les thalles délophycés (= protonéma + frondes) sont diploïdes ($2n =$ environ 20); leurs zoïdocystes uniloculaires sont le siège d'une méiose, et donnent des zoïdes haploïdes ($n =$ environ 10); ceux-ci peuvent engendrer des thalles adélophycés, à zoïdocystes pluriloculaires, formant des zoïdes haploïdes (prothalles, puis pléthysmothalles nés de certains de ces zoïdes). Cela a pour résultat une ontogénie complexe, dans laquelle :

a) Du moins en apparence, tout zoïde peut fonctionner, soit comme gamète, soit comme simple spore, comme si de ce point de vue il y avait *indétermination*.

Cette « indétermination » n'est toutefois pas certaine. Si elle l'était, le comportement de chaque zoïde, soit comme gamète, soit comme spore, ne dépendrait que de l'influence du milieu environnant. Or on a vu que, dans le cas des zoïdes des prothalles, il semble au contraire dépendre, au moins en partie, d'un facteur interne : ceux qui fonctionnent comme spores le font parce qu'un facteur d'« impuberté » empêche leur copulation, et permet leur germination.

Quel que soit le mécanisme en jeu, les thalles délophycés et les prothalles sont à la fois des sporophytes, parce qu'une partie de leurs zoïdes fonctionnent comme spores de passage, et des gamétophytes, parce que les autres fonctionnent comme gamètes.

b) Du fait que les zoïdes des thalles délophycés fonctionnent, les uns comme gamètes, les autres comme spores, il y a coexistence chez le *Striaria attenuata*, en France, d'un cycle *monogénétique* et d'un cycle *digénétique*. Il y a donc, quant au cycle comme en ce qui concerne le comportement des zoïdes, une certaine *indétermination*.

Le cycle est monogénétique quand il part des zoïdes fonctionnant comme gamètes : ceux-ci forment par leur copulation des zygotes diploïdes générateurs de nouveaux thalles délophycés di-

ploïdes. Il est *digénétique* quand il part au contraire de zoïdes fonctionnant comme spores : ceux-ci engendrent des prothalles haploïdes dont les zoïdes peuvent fonctionner comme gamètes et, par leur copulation former des zygotes diploïdes, par lesquels il y a retour à des thalles délophycés diploïdes; il y a ainsi *alternance* de thalles délophycés diploïdes fonctionnant (dans ce cas) comme sporophytes, et de prothalles haploïdes, fonctionnant (dans ce cas également) comme gamétophytes; les deux générations qui alternent ainsi sont dissemblables à la façon de celles de toutes les Phéophycées *hétérogénérées*.

c) Du fait que certains zoïdes des prothalles sont « agames », ce qui les oblige à fonctionner comme spores, à ces deux cycles s'ajoute l'existence de *pléthysmothalles* haploïdes.

Ceux-ci sont morphologiquement semblables aux prothalles, mais ne produisent que des zoïdes « agames », par lesquels ils se reproduisent directement, pendant plusieurs générations. Il est possible qu'aux termes de celles-ci l'inhibition disparaisse, ce qui produirait le retour à des prothalles sexués, mais cette « levée de l'impuberté » n'a pas été observée.

d) Les thalles adélophycés haploïdes : prothalles et pléthysmothalles, sont organisés comme le protonéma des thalles délophycés, dont ils diffèrent donc, non pas par leur type morphologique, mais seulement parce que leur développement demeure incomplet. Cela réduit l'importance du caractère « hétérogénéré » du *Striaria*, et peut se traduire en disant que, par rapport aux thalles délophycés, les thalles adélophycés haploïdes sont *néoténiques*. On peut supposer que c'est le fait d'être haploïdes qui conditionne leur néoténie, en empêchant le développement des frondes, par lequel leur développement devrait s'achever.

On retrouve ainsi chez le *Striaria attenuata* l'« indétermination » du comportement des zoïdes, et du cycle, ainsi que l'« impuberté » d'une partie des zoïdes, et des pléthysmothalles, et la « néoténie » des thalles adélophycés, déjà décrits, chez le *Sauvageaugloia griffithsiana*, ainsi que la coexistence d'un cycle digénétique et d'un cycle monogénétique, déjà connue chez deux Phéosporées, l'*Ectocarpus siliculosus* (KNIGHT, 1929; PAPENFUSS, 1935) et le *Pylaiella littoralis* (KNIGHT, 1923, 1929).

CHAPITRE V

STICTYOSIPHON ADRIATICUS

Comme la précédente, cette Algue de la famille des Striariacées, est une Dictyosiphonale et donc, en principe, une Phéosporée hétérogénérée. Notre travail prouve qu'il en est bien ainsi. Il montre, de plus, l'existence de pléthysmothalles haploïdes, agames, analogues à ceux du *Striaria attenuata* et du *Sauvageaugloia griffithsiana*.

A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE (SPOROPHYTE)

1) *Habitat et distribution géographique*

Le *Stictyosiphon adriaticus* Kütz. se récolte entre 20 et 30 m de profondeur, en dragage, sur des fonds sableux. On le trouve aussi en épave, rejeté sur la côte après les tempêtes. Il est parfois épiphyte sur d'autres algues : ainsi SAUVAGEAU (1931) rapporte que tous les individus récoltés par le faubert traîné à 30 mètres de profondeur, dans la rade de Villefranche, « étaient épiphytes sur un *Lithothamnion* et sur *Cystoseira spinosa* ».

Principalement méditerranéenne, cette espèce remonte jusque dans la Manche, qui est la limite de sa distribution vers le Nord. A l'Est, on la trouve jusque dans la Mer Noire. NAYLOR (1958) signale les principales localités où elle a été récoltée. Nous même l'avons observée dans la baie de Banyuls, en Méditerranée, et dans la rade de Brest ainsi que dans le Sud du Finistère, en Bretagne.

2) *Cycle végétatif saisonnier et période de fructification*

Il est assez difficile de délimiter la période d'existence de la plante délophycée, en raison de la difficulté d'accès que présente son habitat. Mai et août sont, jusqu'à présent, les dates limites de récolte (SAUVAGEAU, 1931). En mai, elle est encore stérile, en juin,

juillet et août, elle est tout à fait fertile. Nous l'avons trouvée fertile, à deux reprises, dans la rade de Brest, dès le début de juin; elle était épiphyte sur le *Sphondylothamnion multifidum* et rejetée en épave.

3) Description de la plante délophycée

La diagnose du genre *Stictyosiphon* a été établie par KÜTZING (1843) sur du matériel qui, récolté à Trieste, était constitué, ainsi qu'on l'a démontré par la suite, par l'espèce *adriaticus* (voir NAYLOR, 1958a).

La fronde, de couleur brun clair, est comparable à celle du *Striaria attenuata*. Chacun de ses rameaux n'est, à l'origine, qu'un simple filament, mais celui-ci se transforme ensuite, par de nombreuses divisions cellulaires, en un tube dont la lacune centrale est entourée de grosses cellules médullaires, revêtues à leur tour d'une ou deux couches de cellules corticales, petites et très pigmentées. Sur le rameau primaire, les rameaux secondaires, plus courts, sont disposés en verticilles, ou parfois opposés. Ils portent, à leur tour, de la même façon, des rameaux de troisième ordre qui peuvent en porter de quatrième ordre. Tous ces rameaux sont très amincis à leur extrémité et toujours terminés par un poil.

4) Les organes reproducteurs : zoïdocystes uniloculaires et zoïdocystes pluriloculaires

Le problème des organes reproducteurs du *Stictyosiphon adriaticus* a suscité quelques controverses (voir SAUVAGEAU, 1929; NAYLOR, 1958a).

REINKE (1892, p. 48) affirme la nature pluriloculaire des zoïdocystes, dans lesquels il décrit des membranes interloculaires très minces, qui se dissolvent après l'émission des zoïdes. KUCKUCK (1929), le premier, donne des figures de spécimens, provenant de Rovigno, porteurs de zoïdocystes, les uns uniloculaires, les autres pluriloculaires. Il en avait déjà publié des dessins dans le traité d'OLTMANN (1922). SAUVAGEAU, qui a signalé pour la première fois la présence de l'espèce sur les côtes françaises, dit avoir obtenu, à Villefranche, des spécimens de 5 à 6 cm portant, les uns des zoïdocystes uniloculaires, les autres des zoïdocystes pluriloculaires; mais il ne les décrit ni ne les figure. FELDMANN (1937) signale uniquement des sporocystes uniloculaires sur les échantillons qu'il a récoltés dans la baie de Banyuls.

Quant à nos propres spécimens, tous obtenus en dragage, le long des côtes du Finistère ou de la côte des Albères, ils ne portaient

aussi que des zoïdocystes uniloculaires. Bien qu'ayant examiné soigneusement, sur le vivant, ceux de dizaines d'individus, nous n'y avons jamais aperçu de cloisons internes, ni avant ni après l'émission des zoïdes. Il est probable que s'il en avait existé, nous les aurions vus. N'en ayant jamais observé, il nous faut admettre ou

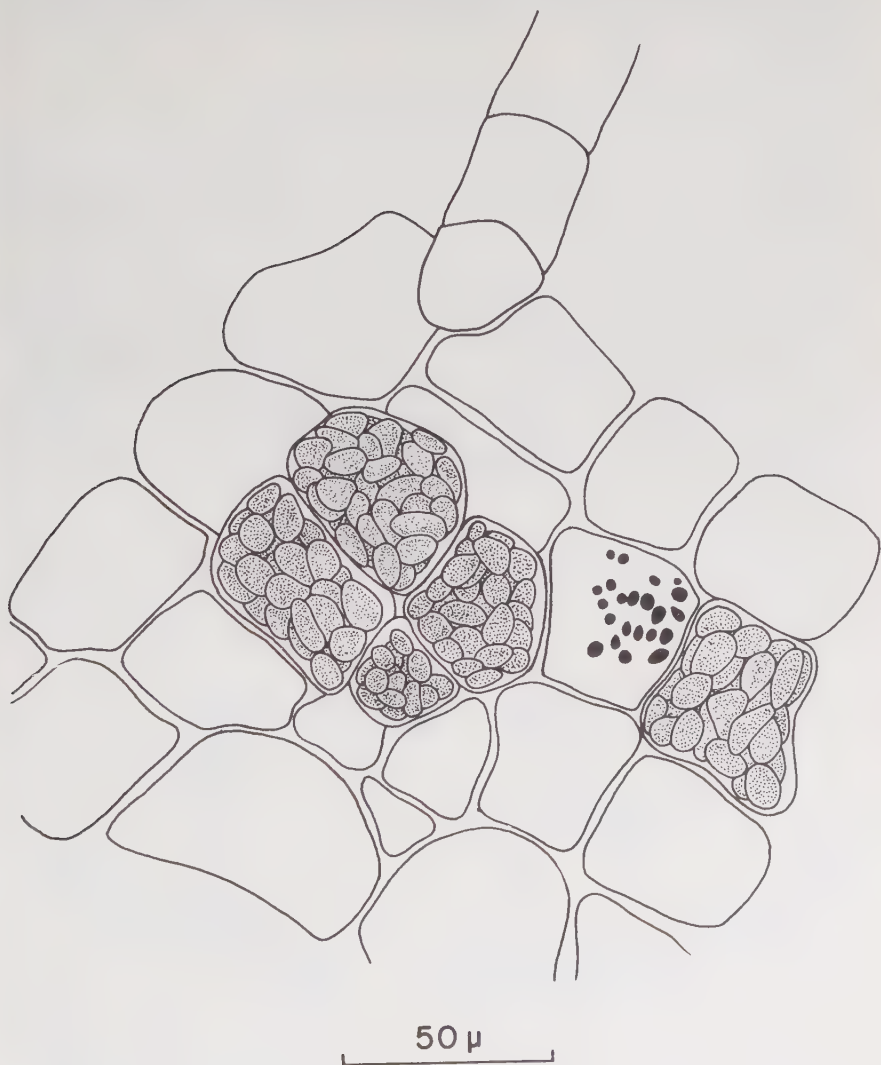


FIG. 1. — Un sore de zoïdocystes uniloculaires arrivés à maturité, chez le *St. adriaticus*.

que les zoïdocystes pluriloculaires ont une existence très fugitive, ou qu'ils requièrent, pour se développer, des conditions écologiques particulières, qui ne se trouvent peut-être réalisées que très localement. Par contre, nous le verrons plus loin, sur les sporophytes de nos récoltes, comme sur ceux engendrés dans nos cultures, nous avons observé, dans les cellules-mères des zoïdocystes, plusieurs stades de méiose. Cela confirme qu'il s'agissait bien de zoïdocystes uniloculaires.

5) Les zoïdocystes uniloculaires et leurs zoïdes

Ce sont des cellules corticales des axes, isolées ou réunies en sores plus ou moins étendus (fig. 1), qui se transforment directement en zoïdocystes uniloculaires, les seuls que nous ayons observés. Ceux-ci mesurent, au début de leur formation, environ 10 à 25 μ de diamètre. Ensuite, ils conservent à peu près la même largeur, mais ils atteignent, à maturité, une longueur de 30 μ en moyenne. Ils deviennent alors turgescents, et font plus ou moins saillie sur la surface du thalle. Puis, sous l'effet de cette turgescence, leur membrane se rompt et les zoïdes en sortent englobés dans le mucilage sécrété par le zoïdocyste. Ils se dégagent ensuite lentement de ce mucilage puis commencent à nager, sans manifester de phototactisme précis.

Ces zoïdes sont piriformes; leur chromatophore, unique et lobé, occupe une position latérale (fig. 2, *a*). Il porte sur sa face interne un pyrénioïde, et sur sa face externe un stigma. Chaque zoïde est pourvu de deux flagelles d'inégale longueur, comme il est de règle

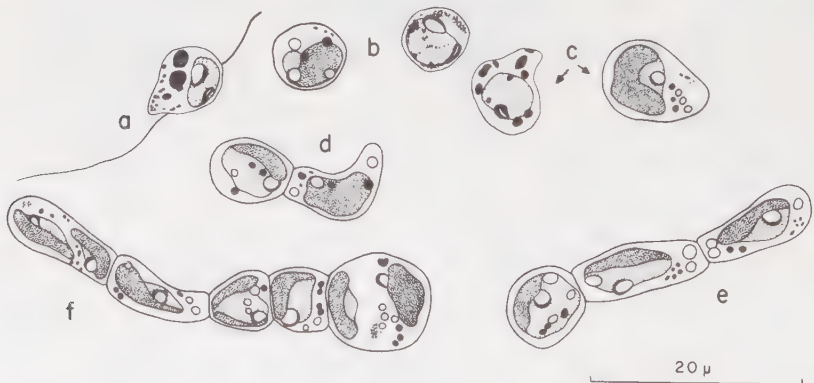


FIG. 2. — Germination directe des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires : *a*. un zoïde biflagellé, avec son plaste unique à un pyrénioïde et un stigma, riche en physodes de tailles variées; *b*. deux embryospores; *c*. idem, en voie de germer; *d*, *e*, *f*. stades successifs de croissance des prothalles.

chez les Phéophycées. Les physodes sont nombreux et, soit petits et punctiformes, soit gros et sphériques. Ils ont tous une intense affinité pour les colorants vitaux des vacuoles.

B) LES PLANTES ADELOPHYCÉES (GAMÉTOPHYTES PROTHALLIENS) PRODUITES PAR LES ZOÏDES DES PLANTES DÉLOPHYCÉES

Le cycle de reproduction de cette espèce était jusqu'ici inconnu. Grâce à nos cultures, nous sommes la première à pouvoir le décrire. Ces cultures ont été effectuées à partir de spécimens provenant, les uns de la Méditerranée, les autres de la Manche. Elles ont été répétées pendant trois années différentes, et chaque essai en a comporté plusieurs séries.

Les échantillons méditerranéens ont été dragués au large de Banyuls (Roussillon) et de Cadaquès (Espagne). Ils correspondent, par la largeur de leurs segments principaux et, au contraire, l'extrême minceur de leurs rameaux, à la description donnée par FELD-MANN (1937) des spécimens qu'il signale du Cap Bear (au large de Banyuls). Les plantes de la Manche offrent la même structure, mais un contraste moins grand entre le diamètre de leurs rameaux primaires et celui des rameaux secondaires. Nos premiers spécimens ont été récoltés dans la rade de Brest (Pointe du Binde); il s'agissait de fragments rejetés en épaves, mais assez fertiles pour en obtenir des cultures. L'année suivante, une très abondante récolte faite au cours d'un dragage à la sortie du port de Camaret (Sud Finistère), nous a permis de recommencer un grand nombre de cultures de contrôle.

Comme nous l'avons déjà précisé, toutes nos cultures ont été faites à partir des zoïdes des sporocystes uniloculaires. Pour toutes les plantes provenant de la Manche, ceux-ci ont tous eu le même comportement, et leur germination a marqué le début d'un cycle régulier, semblable au cycle normal des Dictyosiphonales, avec alternance de sporophytes délophycés et de gamétophytes adélophycés. Débutant en juin-juillet, ce cycle s'est bouclé en février-mars de l'année suivante.

Pour ce qui est des spécimens originaires de Méditerranée, nous n'avons malheureusement obtenu rien de plus que des gamétophytes adélophycés stériles. Ils étaient semblables à ceux des plantes nordiques, mais très curieusement, tous sont morts, sans raison apparente, après quelques semaines d'existence, de sorte que la fin du cycle n'a pu être suivie.

1) *Le comportement des zoïdes de la plante délophycée : leur germination directe*

La taille de ces zoïdes varie entre 7×5 et $9 \times 6 \mu$, environ. On peut constater que, comparés à ce que nous ont montré les espèces précédemment étudiées, cette variation de taille est faible. Une fois émis, et après avoir nagé quelques heures, ils se sont fixés et transformés en embryospores arrondies, entourées d'une membrane (fig. 2, *b*). Ils ont ensuite germé directement, sans copulation préalable, et se sont donc comportés comme des spores. Deux ou trois jours après leur émission, on pouvait en voir encore au stade d'embryospores sur le point de germer, tandis que d'autres avaient donné des filaments formés déjà de 2 à 4 cellules. Cela indique un rythme de croissance assez inégal, dans nos cultures du moins.

Chaque spore, en germant, donne ordinairement naissance à un seul filament, parfois deux (fig. 2, *c* à *f*, et fig. 3). Ceux-ci s'allon-

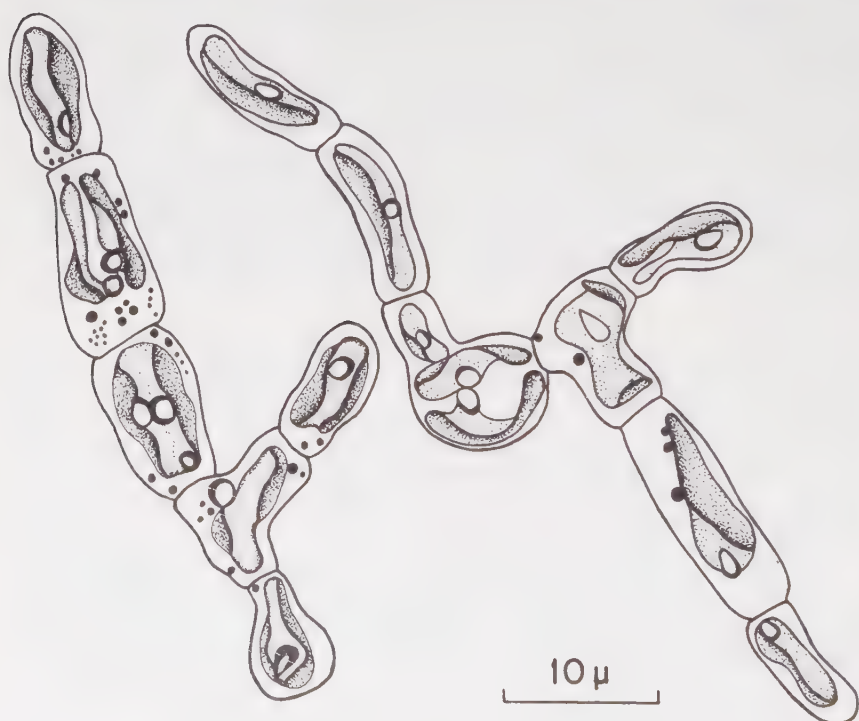


FIG. 3. — Deux prothalles plus avancés; ici, l'embryospore a produit deux tubes germinatifs.

gent, se cloisonnent et en même temps se ramifient. Chacune de leurs cellules contient un seul chromatophore. Non seulement nous n'avons observé aucune copulation, mais nous n'avons pas vu non plus de zygotes, qui auraient possédé deux plastes et deux stigmas. La nature purement sporale, non gamétique, des zoïdes étudiés est donc certaine.

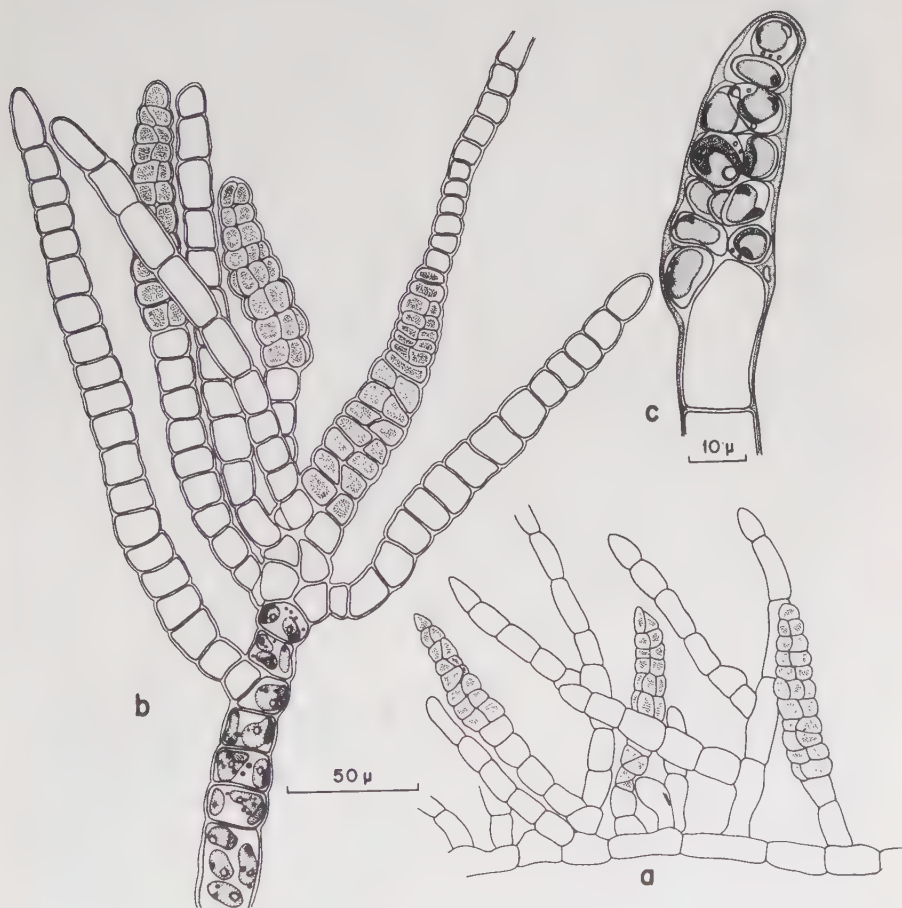


FIG. 4. — Prothalles fertiles : *a*. prothalle rampant portant ses zoïdocystes pluriloculaires sur des rameaux très courts; *b*. prothalle à rameaux dressés dont les cellules contiennent plusieurs chromatophores et dont un des zoïdocystes, tous terminaux, a commencé à se vider; *c*. détail d'un zoïdocyste pluriloculaire contenant des zoïdes de grande taille.

2) *Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée : les prothalles*

A force de se ramifier, les filaments rampants finissent par constituer des thalles adélophycés également rampants, dont la structure peut devenir très dense, au point de prendre un aspect pseudo-parenchymateux (pl. V, photo 1). Ces systèmes prostrés, généralement peu étendus dans nos cultures, donnent ensuite naissance à des rameaux dressés plus ou moins développés, qui à leur tour produisent des zoïdocystes pluriloculaires, généralement terminaux, parfois latéraux (fig. 4). Finalement, au terme de leur développement et devenus fertiles, les thalles adélophycés ainsi obtenus sont des pseudo-disques composés, les uns de filaments lâchement enchevêtrés, les autres de filaments très serrés, mais tous très fertiles. Ils se présentent sous la forme de touffes bien individualisées, dont le diamètre varie entre 200 et 500 μ .

Chez quelques-unes d'entre elles, les filaments dressés deviennent fertiles tout au début de leur croissance, et par suite demeurent très courts. Chacun d'eux peut même se réduire au pédicelle d'un zoïdocyste terminal (fig. 4, a). Parfois même, le stade purement prostré n'est pas dépassé; la fertilité apparaît alors si précocement que les filaments dressés ne sont pas encore nés, et les zoïdocystes se forment sur les filaments prostrés (fig. 10, a). Ainsi se manifeste une tendance à la néoténie, par laquelle la fertilité apparaissant de façon anticipée, les thalles adélophycés se trouvent plus ou moins complètement réduits à leur partie primaire prostrée.

En principe, chaque cellule des thalles adélophycés jeunes contient un seul chromatophore, mais il arrive parfois, lorsqu'ils ont atteint une certaine taille, que celui-ci se divise, et il peut alors y avoir 2 ou 3 plastes par cellule.

Ces résultats peuvent être comparés à ceux qu'ont obtenus ROSENVINGE (1935) et NAYLOR (1958b) dans des cultures du *Stictyosiphon tortilis*. Les thalles adélophycés obtenus par NAYLOR n'ont pas dépassé le stade prostré, et c'est donc sur des filaments rampants que se formaient leurs zoïdocystes, tous pluriloculaires, de même que chez quelques-uns des thalles adélophycés du *St. adriaticus*. Comme chez ce dernier, leurs cellules ne contenaient en principe qu'un seul plaste, mais occasionnellement plusieurs chromatophores discoïdes sont apparus dans les dernières cellules formées. ROSENVINGE avait au contraire obtenu des thalles rampants porteurs de rameaux dressés longs, et formés de cellules contenant de nombreux plastes discoïdes. Les rameaux dressés de ces thalles produisaient des zoïdocystes pluriloculaires terminaux.

Qu'ils soient pourvus de filaments dressés (fig. 4, a et b, et pl. V, photo 3) ou réduits à leur base prostrée (fig. 10, a), les thalles adélo-

phycés du *St. adriaticus* ont tous, comme nous le verrons plus loin, la valeur de *gamétophytes prothalliens haploïdes* : c'est le nombre haploïde de chromosomes qui a pu être observé dans leurs cellules, et une partie de leurs zoïdes se sont comportés comme des gamètes.

3) *Les organes reproducteurs des prothalles : zoïdocystes pluriloculaires et zoïdes*

Comme nous l'avons déjà dit, des zoïdocystes pluriloculaires se forment à l'extrémité des filaments dressés des prothalles, parfois aussi latéralement sur ceux-ci, ou même, exceptionnellement, sur les filaments rampants. Ils sont généralement, simples mais il arrive qu'ils soient jumelés, ou que le zoïdocyste lui-même se ramifie (pl. V, photo 3). Notons qu'ils sont le plus souvent très gros, et en cela comparables à leurs homologues produits par les prothalles du *Striaria attenuata*. Leur taille va de 50 jusqu'à 150 μ , et ils sont presque toujours plurisériés, surtout à maturité.

Leur déhiscence se fait toujours par le sommet, d'où sortent les zoïdes un à un et lentement. Pour permettre une telle émission, les minces cloisons qui séparent les multiples logettes intérieures du zoïdocystes se dissolvent de sorte que ce dernier, une fois vidé, paraît unisériel (fig. 6, *b*). Un nouveau zoïdocystes est ensuite régénéré dans ce sac vide, comme c'est souvent le cas chez les Phéophycés (fig. 11, *e*).

Les zoïdes émis ne nagent pas longtemps, et nombreux sont ceux qui se fixent aux abords immédiats du zoïdocyste. Ils sont en tous points comparables à ceux des zoïdocystes uniloculaires des plantes-mères, avec un seul chromatophore et de nombreux phytodes (fig. 5, *a*). Néanmoins, leur taille est plus variable, car elle va de 5×3 à $10 \times 6 \mu$. Nous n'avons pu que constater le fait, sans réussir à observer une relation entre leurs dimensions et celles des zoïdocystes générateurs. Ainsi, la figure 4, *c* montre les plus grands zoïdes que nous ayons mesurés dans un zoïdocyste petit, long seulement de 50 μ environ et la figure 6, *b* un zoïdocyste, à peu près de même taille, achevant d'émettre des zoïdes de moyenne grosseur (6 à 7 μ). Si la taille des zoïdes n'est pas en rapport avec celles des zoïdocystes, peut-être est-elle liée au sexe des zoïdes. Il nous est toutefois très difficile d'en juger, car nous n'avons pas réussi à observer leur copulation qui pourtant a vraisemblablement eu lieu, dans nos cultures, entre certains d'entre eux tout au moins.

Bien que cette copulation nous ait échappé, nous pensons en effet que dans nos cultures une partie des zoïdes a fonctionné comme gamètes, tandis que les autres ont germé parthogénétiquement et se sont ainsi comportés comme des zoospores.

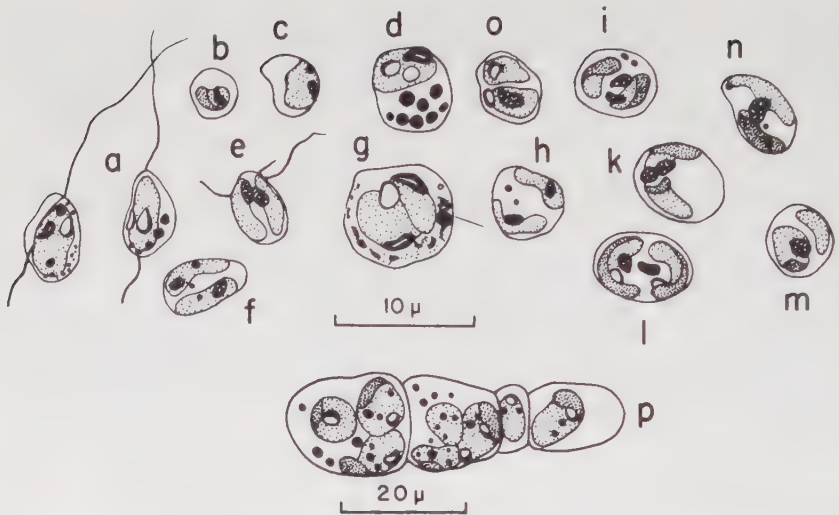


FIG. 5. — Comportement des zoïdes des zoöcystes pluriloculaires des prothalles : a, b, c, d. zoïdes parthénogénétiques. Zygotes : g (à l'état vivant) montre deux plastes avec leurs stigmas, et de nombreux physodes; e, f, h, i, k, l (fixés) contiennent chacun deux chromatophores et deux noyaux non fusionnés ou à peine juxtaposés; en m, n et o, la caryogamie est achevée. En p. jeune filament protonémien, issu de la germination d'un zygote, portant plusieurs plastes par cellule.

C) LE CYCLE ONTOGÉNIQUE DU *St. adriaticus* ET SES PLÉTHYSMOTHALLES HAPLOÏDES

1) Le cycle ontogénique

Par leur copulation, ceux des zoïdes des prothalles qui fonctionnent comme gamètes bouclent un cycle digénétique, du type hétérogénératé, car les zygotes résultant de leur planogamie engendrent de nouveaux sporophytes délophycés.

Nous n'avons pas vu cette copulation, mais nous avons trouvé, sur des préparations faites à partir de nos cultures, de nombreux zygotes à des stades avancés (fig. 5). Ils étaient sphériques et contenaient deux chromatophores, munis chacun d'un stigma. On en trouvait dans des préparations faites sur le vivant (fig. 5, g); d'autres, visibles dans des préparations fixées et colorées, montraient nettement l'existence, non seulement de deux chromatophores, mais aussi de deux noyaux (fig. 5, e, f, h, i, k, l et m). Certains de ces zygotes portaient des restes de 2 ou 3 flagelles (fig. 5, e), dans d'autres, les deux noyaux étaient en voie de fusionner (fig. 5, e et k),

ou encore seulement juxtaposés. Tous avaient une grande analogie avec ceux que nous avons observés dans les cultures du *Striara attenuata*.

La présence fréquente dans nos préparations de telles embryospores « doubles », à structure de zygotes, et le déroulement final du cycle du *Stictyosiphon adriaticus*, apportent de fortes présomptions en faveur de l'idée qu'une partie des zoïdes des sporocystes pluriloculaires des prothalles ont bien fonctionné comme gamètes, et ont copulé.

Le diamètre des zygotes est de 8 à 9 μ . Comme les zoïdes, ils contiennent un grand nombre de physodes (fig. 5, g) tous intensé-

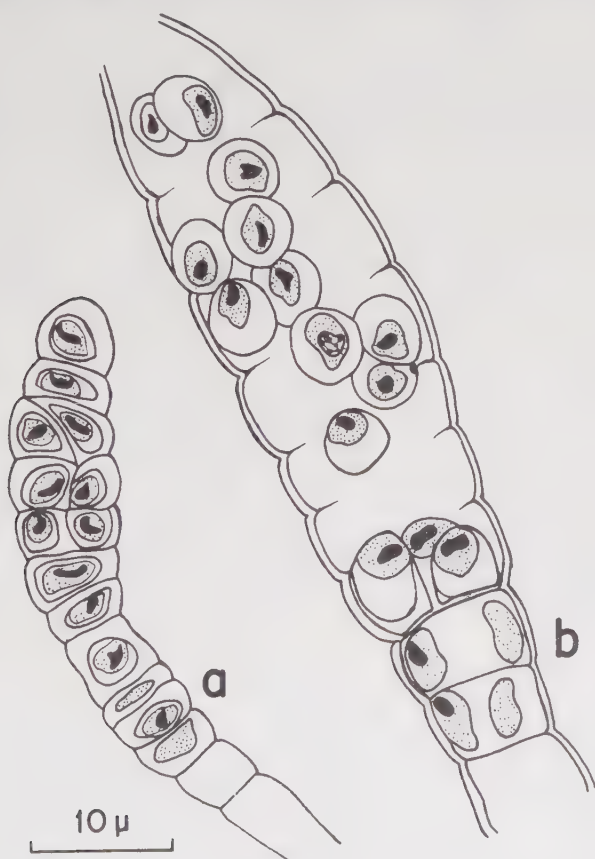


FIG. 6. — Deux zoöcystes pluriloculaires de dimensions très différentes contenant des zoïdes cependant comparables par la taille de leurs noyaux (tous haploïdes).

80 % de nos cultures. C'est seulement dans les 20 % restants que les prothalles se sont multipliés asexuellement par les zoïdes de leurs sporocystes pluriloculaires qui, germant sans copulation, ont eu le comportement de spores directes.

Durant des mois, plusieurs générations de thalles adélophycés agames se sont ainsi succédé, et dans les cultures en question nous n'avons aperçu aucun sporophyte. De tels thalles adélophycés, agames et se reproduisant directement, sont des *pléthysmothalles haploïdes*. La plupart ont fini par dégénérer, atteints d'une infection fongique. Ils avaient duré plus de deux ans.

On verra plus loin que nous en avons obtenu d'analogues à partir des zoïdes des plantes délophycées développées dans nos cultures, et qu'alors ils n'ont pas eu le sort de ceux dont nous venons de parler. Chez la plupart d'entre eux, qui se sont reproduits directement pendant plusieurs mois, s'est manifestée, au début du printemps, une « levée de l'impuberté » qui en a fait de nouveaux prothalles sexués, producteurs de zoogamètes.

D) LE DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE DANS LES CULTURES

1) *Le protonéma et la production des frondes dressées*

Les protonémas filamenteux produits par la germination des zygotes, se ramifient plus ou moins, mais jamais très abondamment. Si l'on examine des sporophytes développés en culture, on remarque en effet que leur protonéma consiste en un thalle rampant toujours très peu développé (figs. 8 et 9), qui de plus disparaît souvent sous l'abondance des rhizoïdes émis par sa cellule primordiale. Dans certains cas il se réduit même à cette cellule, c'est-à-dire au zygote, qui alors bourgeonne directement la jeune fronde dressée en même temps que des rhizoïdes (fig. 9). Cela donne des plantules qui se fixent assez mal aux lames de verre, et flottent souvent à la surface de la solution nutritive.

Nous avons déjà vu que, chez le *Striaria attenuata*, le protonéma est de même généralement aussi peu développé, ou réduit à sa cellule primordiale. Outre ce point de similitude, les affinités sont grandes entre les deux genres, notamment du point de vue du développement des frondes dressées. En effet, comme celle du *Striaria*, la fronde dressée du *Stictyosiphon adriaticus* se développe d'abord sous la forme d'un filament dressé, court et monosiphonné, s'allongeant par des divisions cellulaires transversales, intercalaires et diffuses (fig. 9). A un stade encore précoce s'observent ensuite des divisions longitudinales, également diffuses, qui amorcent la trans-

formation de ce filament en un tube cortiqué qui, surmonté d'un pseudo-poil ou d'un poil incolore est le rameau primaire de la fronde. Ce rameau s'allonge par le jeu de zones d'accroissement intercalaires; il s'épaissit grâce à l'activité d'un méristème dermique; ses flancs se garnissent de quelques rameaux, qui demeurent toujours monosiphonnés, tandis que de nombreux rhizoïdes sont ordinairement émis par la base de la jeune plante (pl. V, 4). Les

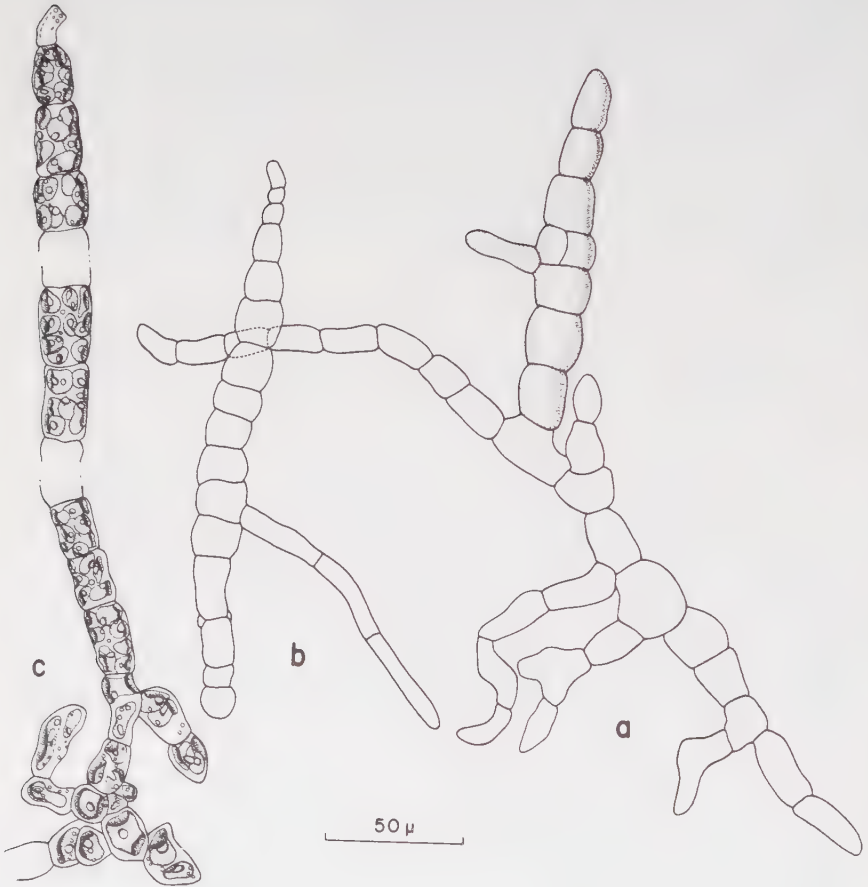


FIG. 8. — Filaments dressés, qui sont les axes primaires de frondes délophycées de culture : a. sur un court protonéma filamenteux, montre une première division longitudinale et un début de rameau latéral; en b. le protonéma est réduit au zygote, et le filament primaire porte un poil terminal, un rameau latéral et un début de cortication; c. cytologie comparée d'un filament dressé dont les cellules contiennent plusieurs plastes discoïdes, contrastant avec les plastes plus grands et moins nombreux du protonéma.

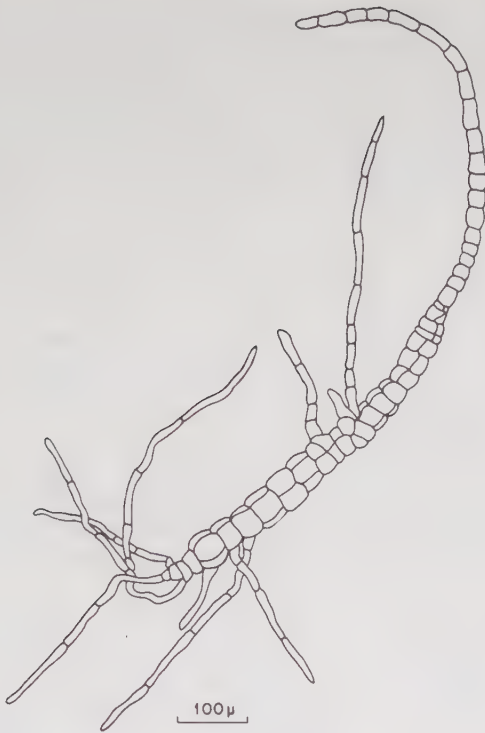


FIG. 9. — Une jeune fronde dressée, de culture, déjà très cortiquée, dont l'unique cellule protonémienne (= zygote) a produit de nombreux rhizoïdes.

cellules de cette dernière contiennent de nombreux chromatophores, petits et discoïdes, portant chacun un pyrénôïde; elles contrastent en cela avec celles du protonéma, où les plastes sont au contraire en nombre restreint (fig. 8, c), de 1 à 3 seulement, et de grande taille.

2) La fertilité des frondes dressées : leurs zoïdocystes uniloculaires

Les petites frondes de *Stictyosiphon* ont prospéré dans nos cultures. Les plus grandes ont atteint 4 cm (pl. V, 2), et devenant fertiles, ont produit de nombreux zoïdocystes uniloculaires (pl. V, 5). Les colorations vitales au bleu de crésyle montraient que, lorsqu'elles étaient sur le point de fructifier, plusieurs de leurs cellules corticales, plus volumineuses que les autres, étaient abondamment garnies de phytodes colorables en bleu foncé, accompagnant de très

grosses sphères lipidiques autour d'une grande vacuole. Celle-ci, colorable en violet, repoussait ces inclusions contre une des parois. Il semble bien que ces cellules étaient le siège d'une mobilisation d'énergie, préparatoire à leur transformation en zoïdocystes uniloculaires, car les cellules végétatives des mêmes thalles ne présentaient pas ces particularités, mais contenaient seulement quelques physodes moins colorables, et pas de globules lipidiques.

E) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES ENGENDRÉES PAR LES ZOÏDES DES PLANTES DÉLOPHYCÉES DES CULTURES

1) *Les plantes adélophycées à nature de pléthysmothalles haploïdes; leur agamie*

Les zoïdes formés dans les sporocystes uniloculaires des plantes délophycées de nos cultures ne se distinguent pas de ceux qui sont émis par les mêmes zoïdocystes sur les plantes-mères. Ils germent de la même façon, en donnant des thalles adélophycés filamenteux,

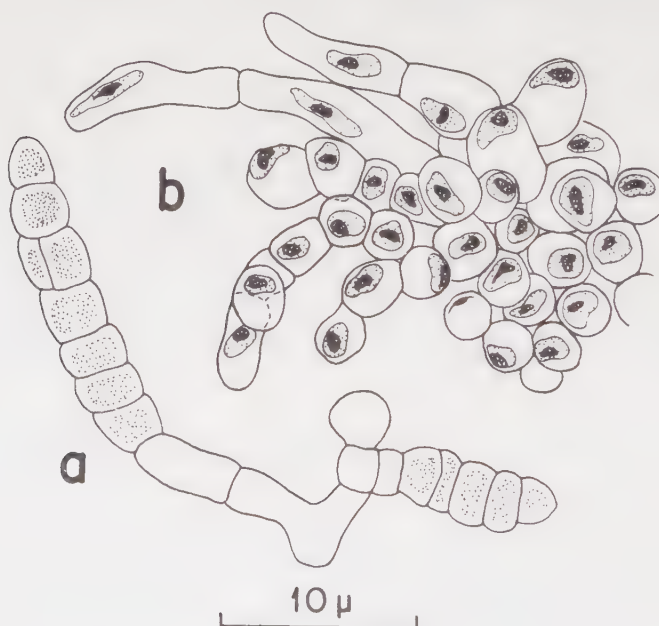


FIG. 10. — Prothalles engendrés par les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires des thalles délophycés de culture : a. ectocarpoïde et rampant; b. pseudo-discoïde, formé par l'agglomération des zoïdes émis en masse.

dont les cellules contiennent chacune un chromatophore unique. Ces thalles sont très souvent formés par une masse de cellules rondes, qui les font ressembler à des disques pluristratifiés, d'où partent de nombreux filaments dressés (fig. 10, *b*). En fait, il s'agit là de faux disques, constitués artificiellement par l'accumulation des zoïdes qui, émis en masse, germent sur place les uns contre les autres. Lorsque cette accumulation ne se produit pas, les zoïdes, germant isolément, donnent au contraire des thalles rampants pourvus ou non de rameaux dressés plus ou moins longs.

Ces rameaux dressés, aussi bien sur les thalles rampants discoïdes que sur les autres, transforment leur partie terminale en zoïdocystes pluriloculaires, uni- puis plurisériés, rapidement mûrs, et se comportent donc comme ceux des prothalles obtenus à partir des plantes de la nature. Mais leurs zoïdes sont « impubères » : tous fonctionnent comme des spores directes qui engendrent immédiatement de nouveaux prothalles rampants, eux aussi « impubères », parfois réduits à un seul filament, avec des zoïdocystes terminaux. Ainsi débute une série de générations de thalles adélophycés agames qui, tous garnis de zoïdocystes pluriloculaires du même type, sont des *pléthysmothalles haploïdes*.

Chez le *Sauvageaugloia griffithsiana*, nous avons qualifié de tels pléthysmothalles de « prothalles latents ». Nous allons voir que dans le cas de l'espèce qui nous occupe, ce qualificatif serait encore mieux mérité, car nous avons constaté qu'il peut y avoir « levée de l'impuberté », donc retour à l'état de prothalle sexué. Leur « impuberté » s'est manifestée par le fait que dans nos cultures, ils ont survécu très longtemps aux sporophytes générateurs, en se multipliant asexuellement. C'est dans ces mêmes cultures que, redevenant aptes à copuler, ils ont repris le rôle de gamétophytes, après s'être reproduits directement durant de nombreuses générations.

2) La « levée de l'impuberté » des pléthysmothalles agames et le retour à la génération de sporophytes délophycés.

Dans les cultures de *Sauvageaugloia griffithsiana* et de *Striaria attenuata*, vieilles de deux ou trois ans, où survivent encore des pléthysmothalles issus des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires des prothalles, nous n'avons jamais vu réapparaître des sporophytes. Il en a été tout autrement pour le *Stictyosiphon adriaticus*, où nous avons au contraire pu constater la réapparition soudaine de la capacité des organes pluriloculaires des pléthysmothalles à libérer des zoïdes capables de copuler.

Les phénomènes que nous rapportons ici se sont produits dans des cultures de plantes de Camaret, établies en 1961. En avril-mai

1963 s'y étaient développés de nombreux sporophytes; ensuite durant l'hiver 1963-1964, les zoïdes de ceux-ci avaient engendré un certain nombre de pléthysmothalles, à base rampante et longs rameaux dressés, ces derniers bien fertiles, garnis de zoïdocystes pluriloculaires (pl. V, 3). Maintenus à la température constante de 10 C°, soumis à un éclaircissement constant depuis le début, et la solution de culture n'étant renouvelée que toutes les trois ou quatre semaines, leur état est demeuré excellent.

Ces pléthysmothalles avaient des caractéristiques morphologiques intéressantes, dont certaines étaient celles d'organes de réserve : cellules arrondies, forte pigmentation, augmentation du nombre des chromatophores, jusqu'à 2 à 4 par cellule, allongement des rameaux dressés et cloisonnement intensif des zoïdocystes. Ils ont passé l'hiver à l'état de vie latente, après quoi, vers mars 1964, s'est manifesté chez eux un comportement extrêmement remarquable : ils ont émis des zoïdes qui, très vraisemblablement, ont fonctionné comme gamètes et ont copulé, de sorte qu'une nouvelle génération de sporophytes à frondes dressées s'est développée.

Les préparations faites à ce moment, à partir du matériel obtenu, contiennent toutes à la fois les pléthysmothalles déjà décrits, dont les zoïdocystes sont pour la plupart vidés, des zygotes arrondis, dont certains en voie de germination, et de très jeunes frondes délophycées certainement nées de pareils zygotes. Ces frondes sont tout à fait normales, avec dans leurs cellules de nombreux chromatophores, et leur rameau primaire montre déjà un début de cortication (fig. 8, *a*, *b*). A côté, les zygotes et les germinations possèdent aussi les caractéristiques normales, déjà décrites, notamment la forme plus arrondie et la taille plus grande des cellules, associées au nombre élevé des plastes.

Sur la majorité des frondes sporophytiques engendrées dans nos cultures, en 1963, nous avons observé, dans les zoïdocystes uniloculaires, des stades de méiose. Donc les zoïdes produits par ces zoïdocystes étaient des spores méiotiques. Par suite, les pléthysmothalles nés de ces zoïdes étaient haploïdes, et, de même, les zoïdes de leurs organes pluriloculaires. Ainsi, rien ne s'opposait à ce que ces derniers se comportent comme des gamètes, sinon, un facteur d'« impuberté » dont la nature est encore indéterminée. Nous devons donc penser qu'en mars 1964, pour des raisons qui malheureusement nous échappent, mais parmi lesquelles doit compter le passage par un stade hivernal de vie latente, l'« impuberté » due à ce facteur a été levée, ce qui a rendu aux pléthysmothalles la valeur de prothalles sexués, et a permis à leurs zoïdes de fonctionner comme gamètes.

F) LE CYCLE CARYOLOGIQUE DU *Stictyosiphon adriaticus*

Pour l'étude de ce cycle, les meilleurs résultats ont été obtenus sur les plantes des cultures, pour la simple raison que parmi celles-ci les spécimens jeunes étaient plus accessibles que dans la nature. Nous avons toutefois pu observer également des stades de mitose et de méiose sur des plantes récoltées dans la nature, mais seulement en nombre restreint.

1) La mitose dans les cellules végétatives et dans les zoïdocystes des thalles délophycés des stations naturelles

Le noyau au repos mesure environ $3 \times 2 \mu$ dans les cellules végétatives de ces thalles, et à peu près $2 \times 1,5 \mu$ dans les zoïdocystes; aux stades de prophase ou de prométaphase, il atteint de 3 à 5μ environ. Deux stades de prophase avancée, observés dans des cellules végétatives de jeunes sporophytes récoltés en dragage à Camaret, nous ont donné respectivement les nombres diploïdes de 26 et 28 chromosomes (fig. 11, *a* et *b*). Dans un de ces mêmes thalles, un zoïdocyste uniloculaire jeune, au stade de prophase de la sixième mitose, nous a montré des noyaux lisibles dans lesquels les chromosomes, bien étalés, étaient au nombre de 13 (fig. 11, *d*). Ainsi les

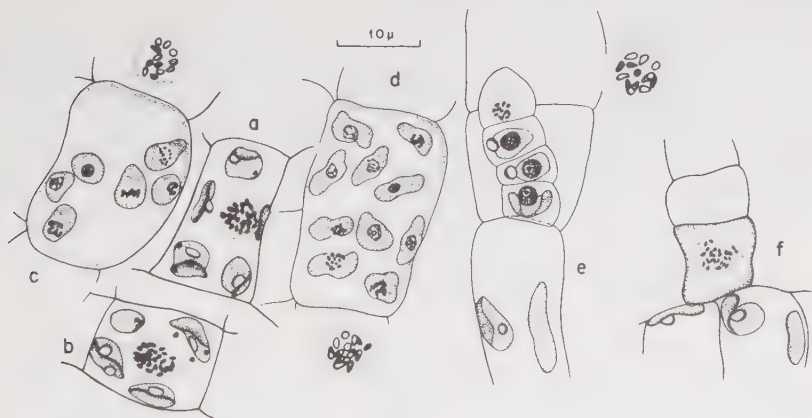


FIG. 11. — Quelques stades de mitoses dans les thalles délophycés et adélophycés : *a* et *b*, stades de prophase avancée dans des cellules végétatives de jeunes frondes délophycées, montrant respectivement $2n = 26$ et 28 chromosomes; mêmes stades dans deux zoïdocystes uniloculaires : *c*, portant $n = 12$, et *d*, $n = 13$ chromosomes; *e*, régénération dans un zoïdocyste pluriloculaire où on observe $n = 12$ chromosomes; *f*, cellule basale d'un rameau latéral de fronde délophycée qui montre $2n = 23$ chromosomes environ.

thalles délophycés récoltés dans la nature sont des sporophytes diploïdes à $2n = 26$ ou 28 chromosomes environ; dans leurs zoïdocystes, tous uniloculaires, une méiose réduit ce nombre à $n = 13$.

2) *La mitose dans les cellules végétatives et dans les zoïdocystes des thalles délophycés et adélophycés des cultures*

Dans la cellule basale d'un rameau jeune, naissant sur le flanc d'une fronde dressée, nous avons observé un noyau en proméphase dans lequel nous avons dénombré $2n = 23$ chromosomes (fig. 11, f). C'est là le seul stade de mitose que nous ayons réussi à déchiffrer sur des sporophytes de nos cultures.

De même, nous n'avons pu observer qu'un seul stade de division lisible dans les prothalles issus des zoïdes de plantes-mères des cultures. Il s'agit d'une fin de prophase, dans un très jeune zoïdocyste pluriloculaire, qui se développait, comme cela est très fréquent, à l'intérieur de la membrane externe d'un zoïdocyste semblable, déjà vidé (fig. 11, e). Elle nous a permis de compter $n = 12$ chromosomes environ et c'est en nous basant sur ce nombre haploïde que nous estimons pouvoir considérer comme haploïdes les formes prothalliennes les plus développées. Doivent d'ailleurs être pareillement haploïdes tous les prothalles, tant de forme rampante que de forme dressée, et quel que soit leur degré de développement, car tous sont pourvus de noyaux très petits, dont les dimensions correspondent à celles de noyaux haploïdes.

Enfin un zoïdocyste uniloculaire, sur une fronde délophycée encore à peine fertile, contenait des noyaux en métaphase et en prophase et dans l'un de ces derniers, 12 chromosomes étaient visibles (fig. 11, c). Ainsi se trouve confirmé que les thalles délophycés sont diploïdes, les thalles adélophycés haploïdes et qu'il y a méiose dans les zoïdocystes uniloculaires des thalles délophycés.

3) *La méiose dans les cellules initiales des zoïdocystes uniloculaires des sporophytes*

Le noyau des thalles diploïdes, au repos, mesure environ $3 \times 1,5 \mu$. Au moment de la division hétérotypique, sa taille peut augmenter, jusqu'à atteindre $7 \times 5 \mu$.

On a vu que ce sont des cellules corticales de la fronde délophycée qui se transforment en zoïdocystes uniloculaires. Les spécimens qui ont servi à établir nos cultures montraient dans ces cellules, situées sur les parties très jeunes de ces frondes, de nombreux stades de méiose. Nous en figurons trois, ce sont des stades leptotène et pachytène (fig. 12, a, b et c).

Sur les jeunes frondes nées en culture, les figures de méiose étaient beaucoup plus nombreuses, ce qui nous a permis d'observer de nombreux noyaux aux stades leptotène et pachytène, et peut-être aussi au stade diplotène. Particulièrement intéressant, l'un des stades de fin de prophase hétérotypique que nous avons pu étudier

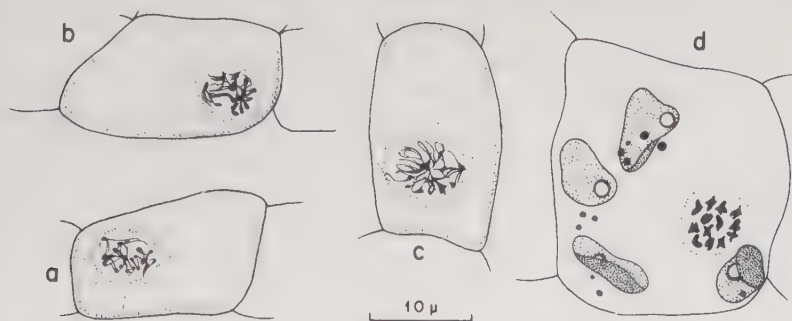


FIG. 12. — Stades de méiose dans les cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires des frondes délophycées : a, b, c. stades leptotène et pachytène; d, un stade diacinèse qui donne le nombre haploïde de l'espèce, $n = 13$ chromosomes.

nous a permis d'établir le nombre haploïde de l'espèce, qui est de 13 chromosomes (fig. 12, d et pl. V, 6). Ainsi chez les *Stictyosiphon adriaticus*, $n = 13$ et $2n = 26$.

Chez le *St. tortilis*, NAYLOR (1958b), étudiant la méiose, a obtenu des nombres très différents : $n = 26$ et $2n = 44$ environ. Toutefois, et bien que dans ses cultures les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires n'aient donné, comme on l'a vu, que des pléthysmothalles ayant sans doute valeur de prothalles agames, et se multipliant par des zoïdes fonctionnant comme spores directes, ces nombres permettent de penser que le cycle de reproduction de cette espèce doit être fondamentalement le même que celui du *St. adriaticus*, tel que nous venons de le décrire.

G) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En résumé, les résultats que nous avons obtenus en culture et qui sont exposés ci-dessus, nous permettent de conclure que le *Stictyosiphon adriaticus* possède un cycle *digénétique*, avec alternance de générations *hétéromorphes* formées, l'une de sporophytes délophycés diploïdes à $2n = 26$ chromosomes, producteurs, dans des zoïdocystes uniloculaires, de zoospores méiotiques haploïdes, et l'autre de gamétophytes adélophycés prothalliens et haploïdes à

$n = 13$ chromosomes, producteurs, dans des zoïdocystes pluriloculaires, de zoogamètes également haploïdes. Les zoospores des sporocystes uniloculaires sont des spores de passage, qui engendrent les prothalles. En copulant, par planogamie, les zoogamètes produits par ceux-ci forment des zygotes diploïdes, qui produisent des sporophytes.

D'autre part :

a) Les *sporophytes* sont formés d'un protonéma rampant, généralement peu développé, parfois même réduit à la cellule primordiale formée par la spore génératrice, et de frondes dressées, constituées chacune par des rameaux tubuleux et cortiqués, pourvus d'un méristème dermique (= méristoderme) et terminés par un poil. Dans certains cas, notamment dans les cultures, seul le rameau primaire se développe complètement, les rameaux secondaires demeurant monosiphonnés et ne se ramifiant pas.

b) Les *gamétophytes* (= prothalles) se présentent sous deux aspects variables selon leur stade de développement : les uns comportent une partie rampante protonémique et de longs filaments dressés, producteurs de zoïdocystes pluriloculaires terminaux; les autres sont presque réduits à leur portion rampante, ou ne produisent que des rameaux dressés très courts, mais ils portent également des zoïdocystes pluriloculaires.

L'étude de la mitose végétative, dans un jeune sporocyste d'un prothalle à filaments dressés, sur l'un de ces filaments, nous a permis d'y compter le nombre haploïde de chromosomes. Dans de tels prothalles, les filaments dressés sont donc haploïdes et gamétophytiques, au même titre que les filaments rampants; ils n'ont donc nullement la valeur de jeunes frondes sporophytiques que leur attribuait ROSENGINGE (1935) chez le *Stictyosiphon tortilis*. Il nous semble probable que la réduction ou la suppression des filaments dressés résulte d'une capacité des prothalles à devenir plus précocement fertiles, c'est-à-dire d'une néoténie plus ou moins poussée.

c) Une partie des thalles adélophycés, qui devraient être des gamétophytes, sont frappés d'une *agamie* héréditaire, qui en fait des *pléthysmothalles haploïdes*, comparables à ceux du *Sauvagea-gloia griffithsiana* et du *Striaria attenuata*.

Ayant mis en culture les zoïdes de sporophytes récoltés dans leurs *stations naturelles*, nous avons constaté qu'ils engendraient, en général, des prothalles sexués producteurs de zoogamètes « pubères », mais que dans quelques cas, au lieu de pareils prothalles, ils donnaient naissance à des pléthysmothalles qui, producteurs de zoogamètes « impubères », se reproduisaient directement et asexuellement par ceux-ci. D'autre part, partant cette fois de zoïdes de

sporophytes obtenus *en culture*, nous avons observé que la plupart pouvaient donner naissance, par apogamie, à des générations successives de semblables pléthysmothalles.

On doit penser que ces pléthysmothalles ont la valeur de « prothalles latents », frappés d'une « agamie » héréditaire, que les zoïdes qui les engendrent sont des zoogamètes provisoirement incapables de copuler, et qu'il en va de même de ceux qu'ils émettent.

Dans nos cultures, ces pléthysmothalles ont passé l'hiver sous une forme de vie latente, après avoir pris des caractères morphologiques remarquables et accumulé des substances de réserve : cellules arrondies, à plastes multiples, fortement pigmentées et très riches en substances lipidiques; rameaux dressés plus allongés; zoïdocystes intensément cloisonnés.

d) L'*agamie héréditaire* qui frappe les pléthysmothalles et leurs zoïdes n'est pas irréversible, car nous avons assisté à sa levée.

Celle-ci s'est manifestée chez les pléthysmothalles agames que nous venons de décrire, nés des sporophytes obtenus en culture. Cinq mois après la disparition des sporophytes générateurs, ils ont repris leur rôle de gamétophytes, producteurs de zoogamètes, et ils ont ainsi engendré une nouvelle génération de sporophytes délophycés, aussi abondante que la première.

Il est difficile de juger des conditions et des mécanismes qui ont alors rendu à ces pléthysmothalles et à leurs zoïdes leur capacité sexuelle : on peut seulement penser que l'hibernation sous un état plus ou moins latent et dans certaines conditions, a dû jouer un rôle. Les conditions de culture n'ayant pas varié durant l'année entière, il faut aussi admettre que le « facteur de puberté » (ou d'« impuberté ») en jeu est un facteur interne, comme permet de le supposer aussi le fait qu'il est héréditaire.

En tout cas, c'est, à notre connaissance, la première fois qu'est observé dans de tels pléthysmothalles un retour de la capacité de produire des gamètes aptes à copuler.

CHAPITRE VI

SPOROCHNUS PEDUNCULATUS

Cette espèce est le type de la famille des Sporochnacées et de l'ordre des Sporochnales, rangé parmi les Phéosporées hétérogénératées. Elle nous a paru posséder le cycle digénétique, à gamétophytes prothalliens et oogames, qu'avait déjà pressenti SAUVAGEAU. En outre, elle peut produire des pléthysmothalles haploïdes, comparables à ceux qui, selon les travaux de ce même auteur, semblent exister chez l'Arthrocladia *Arthrocladia villosa* (Huds.) Duby.

A) ETAT ACTUEL DES CONNAISSANCES SUR LA PLANTE DÉLOPHYCÉE (SPOROPHYTE)

1) *Habitat et distribution géographique*

Le *Sporochnus pedunculatus* (Huds.) C. Ag. habite les fonds de gravier et de coquille, entre 20 et 30 m de profondeur. Il a été très souvent récolté en épave après les tempêtes.

Il est largement distribué en Méditerranée et le long des côtes atlantiques européennes, sur lesquelles il remonte jusqu'en Scandinavie (Danemark) où ROSENVINGE et LUND (1947) signalent l'existence de *très petits* spécimens de la plante, dragués entre 20 et 40 m, dans la mer du Nord et le Kattegat.

Le *S. pedunculatus* est abondamment répandu dans les eaux australiennes (HARVEY, 1858).

2) *Cycle végétatif saisonnier et période de fructification*

C'est une espèce surtout estivale. SAUVAGEAU (1931) la signale à Villefranche, en avril déjà, mais encore très jeune, puis durant tout l'été et jusqu'à la fin de septembre. Nous l'avons récoltée très fertile, de juillet à fin octobre, aussi bien en Bretagne, qu'en Méditerranée, dans la rade de Villefranche et dans la baie de Banyuls.

3) Description de la plante délophycée

Le thalle du *Sporochnus pedunculatus* se compose généralement de plusieurs frondes, portées par un court support basal, qui est d'ordinaire filamenteux, et parfois très ramifié. Les cellules qui le composent contiennent de nombreux chromatophores discoïdes.

Chaque fronde est formée d'un rameau primaire qui, long de 10 à 45 cm, peut porter, soit des rameaux secondaires, également longs, mais plus grêles, à leur tour garnis de rameaux courts, qui sont les rameaux fertiles, soit directement de tels rameaux courts fertiles. Chacun de ses rameaux doit se composer d'un axe filamenteux primaire, inclus au centre d'un faisceau d'axes secondaires, qu'à son tour enveloppe un cortex; son sommet porte une touffe de filaments assimilateurs. Le filament primaire s'est développé de bas en haut, et il porte le premier filament assimilateur. Sa cellule terminale, sous celui-ci, a engendré, à angle droit une assise de cellules méristématiques, sur lesquelles se sont développés, vers le haut, les autres filaments assimilateurs, et vers le bas, les axes secondaires. Le cortex est formé par les pleuridies des axes secondaires.

Le développement embryonnaire du thalle et de ses frondes a été décrit pour la première fois par BERTHOLD (in OLTMANN, 1922, p. 50). Se basant sur des dessins de SAUVAGEAU (1926), relatifs au *Carpomitra costata*, CHADEFAUD (1960) a donné une interprétation de la croissance et de la cortication des rameaux des Sporochnales, applicable au *Sporochnus pedunculatus* : c'est celle que nous avons adoptée ci-dessus. En Méditerranée et dans l'Atlantique, cette espèce présente la même structure.

4) Les organes reproducteurs de la plante délophycée : zoïdocystes uniloculaires et zoïdes

On ne connaît au *Sporochnus*, comme aux autres Sporochnales, que des zoïdocystes uniloculaires. Ils sont portés par des réceptacles constitués par les rameaux courts, fertiles, dont il a été question plus haut (HAMEL, 1931-1939). Ces réceptacles sont fusiformes ou piriformes, brièvement pédicellés, et garnis au sommet d'une touffe de pseudo-pois. Les cellules de ceux-ci, comme celles du reste du thalle, contiennent de nombreux chromatophores discoïdes et des physodes. De plus, elles renferment des globules sphériques réfringents, non lipidiques, assez labiles, que colore vitalement le bleu de créosyle, et qui donnent la réaction xantho-protéique. Selon CHADEFAUD (1935), ces globules peuvent être comparés aux « corps iridescents » de diverses autres Phéophycées et aux oléocorps des

Hépatiques. Sauf au sommet, les réceptacles sont entièrement recouverts de filaments fertiles, très courts (généralement réduits à trois cellules), qui portent les sporocystes.

Les zoïdocystes ont une forme allongée; ils mesurent de 20 à 30 μ de longueur et ont un diamètre d'environ 10 μ . MAGNE (1953) a montré qu'ils sont le siège d'une méiose, et que par conséquent les thalles délophycés qui les produisent sont diploïdes (avec $2n = 40$), tandis que les zoïdes qu'ils émettent sont haploïdes (avec $n = 20$).

Tous ces zoïdes sont émis en une seule fois, par rupture de la paroi du sporocyste. De forme assez large, ils mesurent de 5 à $7 \times 4 \mu$ environ; ils contiennent tous un seul chromatophore, qui est grand et recourbé sur lui-même (fig. 1, a), tapisse largement la surface de la cellule, et porte, sur sa face externe, un stigma. Près de celui-ci, dans une dépression (fosse vestibulaire ?) sont implantés deux flagelles inégaux, l'antérieur une fois et demie plus long que le postérieur.

5) *Les travaux de Sauvageau sur le cycle du S. pedunculatus*

Les seules cultures de cette espèce faites jusqu'ici l'ont été par SAUVAGEAU (1931) successivement en juin, puis en août, à partir de plantes provenant de Villefranche. Il dit avoir obtenu, à partir des zoïdes des sporocystes uniloculaires, des embryospores très petites, pourvues d'un seul plaste, qui lors de leur germination prenaient la forme d'« haltères » et se vidaient de leur contenu. Il a vu ces embryospores engendrer des thalles adélophycés qui, constitués chacun par un filament dressé, et fixés au substratum uniquement par l'embryospore, étaient pratiquement dépourvus de partie rampante. Puis chacun de ces thalles s'est ramifié en un « arbuscule ». Les cellules de la partie inférieure de celui-ci semblaient plus colorées que celles de la partie distale, mais il n'a pas réussi à distinguer si elles contenaient un ou plusieurs chromatophores, les cellules distales n'en contenant qu'un seul. A ce moment, les thalles adélophycés ont atteint 1 mm. Ils ne se sont pas développés davantage, mais ils ont produit des cellules terminales ou latérales renflées, que SAUVAGEAU interprète comme des débuts d'oogones, par analogie avec ce qu'il avait vu sur les prothalles du *Carpomitra costata* (Stackh) Batters, obtenus par lui précédemment. Cela indiquerait que les thalles adélophycés du *S. pedunculatus* doivent être des gamétophytes prothalliens oogames, ce qui impliquerait un cycle digénétique du type hétérogénérate. Toutefois, ces cellules renflées sont demeurées stériles, de sorte que ce cycle n'a pas été bouclé.

B) LES PLANTES ADÉLOPHYCÉES (GAMÉTOPHYTES = PROTHALLES, ET PLÉTHYSMOTHALLES HAPLOÏDES) DANS NOS CULTURES, ET LE CYCLE ONTOGÉNIQUE DU *S. pedunculatus*

Les premiers stades du développement des thalles adélophycés du *Sporochnus*, dans nos cultures, ont été identiques à ceux qu'avait obtenus SAUVAGEAU. Mais, plus favorisée que lui, nous les avons vus se comporter comme des prothalles fertiles et engendrer une nouvelle génération délophycée, bouclant ainsi le cycle digénétique qu'avait supposé cet auteur.

Nos cultures ont été faites, avec les plantes méditerranéennes, à Banyuls et à Villefranche; avec les plantes de la Manche, à Roscoff. Nos échantillons provenaient, dans le premier cas, des environs de Banyuls (Cap l'Abeille) et de la rade même de Villefranche. En Bretagne, nos spécimens ont été ramassés en épave, à très basse mer, en rade de Brest (Pointe du Binde). Ces deux séries nous ont permis d'obtenir un complet développement du cycle digénétique. D'autre part, à partir de plantes draguées aux Duons et au Taureau, îlots de la baie de Morlaix, nous avons obtenu certains stades, qui ont confirmé la réalité de ce cycle. Ces recherches datent de 1956, 1957, 1959 et 1961. Chaque fois, un très grand nombre de boîtes de culture ont été établies, pour parer à la fragilité du matériel étudié qui mourait facilement, soit au cours du transport, soit du fait d'écarts de température un peu accentués.

Nous décrivons les stades du cycle digénétique en partant des zoïdes émis par les plantes délophycées, à partir desquelles nos cultures ont été établies.

1) *Le comportement et la germination des zoïdes de la plante délophycée*

Les zoïdes des sporocystes uniloculaires de cette plante sont émis en masse comme nous l'avons déjà décrit. Ils nagent ensuite librement, durant un temps variable. Nous avons déjà mentionné qu'ils sont assez larges; de plus, nous les avons trouvés plus grands que ceux décrits par SAUVAGEAU : ceux de Banyuls comme ceux de Bretagne mesuraient uniformément de 5 à $7 \times 4 \mu$. Lorsqu'ils se fixent, ils s'entourent tout-à-fait normalement d'une membrane, ils s'arrondissent après avoir résorbé leurs flagelles (fig. 1, *b* et *c*), et ils se transforment ainsi en embryospores. Au moins dans nos cultures, le temps de repos de celles-ci semble assez inégal. Les zoïdes se sont tous comportés comme des zoospores, germant sans copulation.

Lors de la germination, les embryospores prennent la forme d'haltères, déjà figurée par SAUVAGEAU : elles produisent un tube germinatif court, très étroit. Ce tube se cloisonne une fois, puis sa cellule distale s'élargit assez brusquement, et devient la cellule primordiale du jeune thalle adélophycé, reliée à l'embryospore par sa partie proximale, qui demeure au contraire mince. Après cela, la cellule distale engendre le filament primaire du thalle (parfois deux filaments se développent en même temps), et ce filament, par une torsion, se redresse et devient vertical (fig. 1, *h*).

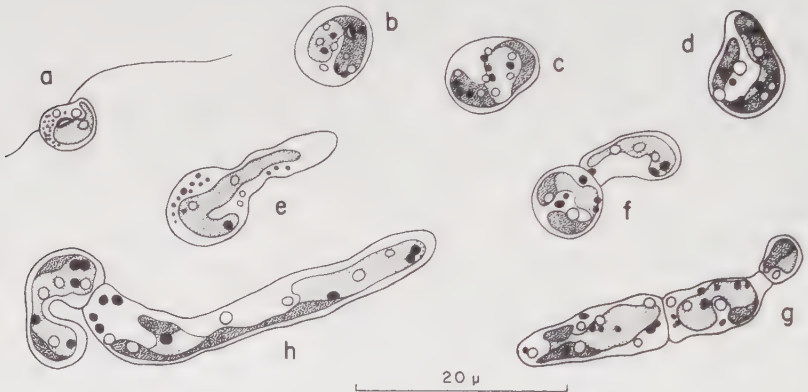


FIG. 1. — Etapes de la germination directe des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires chez *Sp. pedunculatus* : *a*. zoïde avec ses deux flagelles et son chromatophore porteur d'un stigma ; *b* et *c*. embryospores contenant le large chromatophore lobé, caractéristique de l'espèce ; *d* et *e*. début de germination des embryospores, avec migration du plaste dans le tube formé ; *f*, *g*, *h*. stades plus avancés, illustrant la germination en forme d'« haltère », en *h* la spore est sur le point d'émettre un deuxième tube germinatif).

Le chromatophore unique de l'embryospore s'allonge dans le tube germinatif, puis il se divise (fig. 1, *e* et *f*), après quoi l'un des plastes-fils demeure dans l'embryospore tandis que l'autre occupe le tube germinatif. Ce second plaste se divise alors au rythme des cytodierèses, de façon qu'il y ait dans chaque cellule du filament un plaste unique, qui prend ensuite une forme de plus en plus lobée (fig. 1, *g* et *h*).

2) Les thalles adélophycés produits par les zoïdes de la plante délophycée : les prothalles monoïques

Après s'être redressé, le filament primaire ainsi engendré par l'embryospore s'allonge, se cloisonne et se ramifie assez abondamment, ce qui donne un petit thalle adélophycé dressé, arbusculaire,

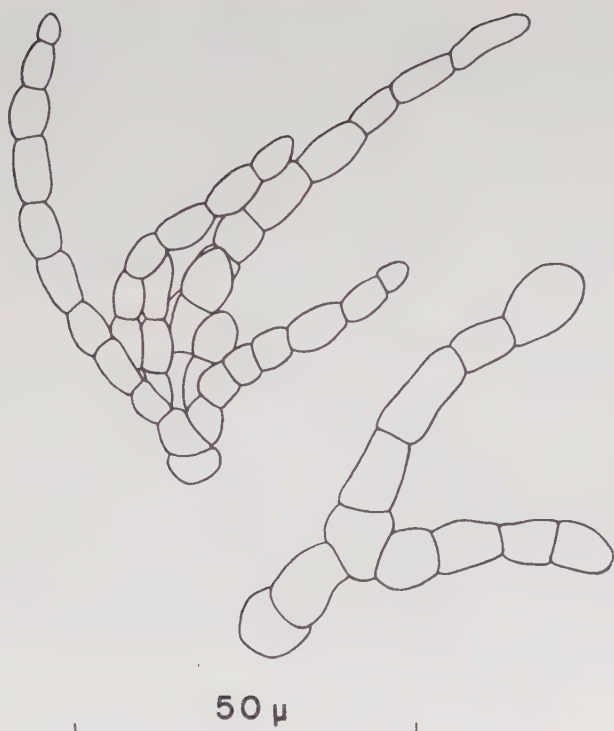


FIG. 2. — Deux jeunes prothalles dressés, encore stériles.

qui est un prothalle (fig. 2). Parfois, cependant une courte portion du filament primaire reste rampante, et elle porte plusieurs rameaux dressés, ce qu'avait déjà vu SAUVAGEAU. La croissance est plutôt lente : nos plantes de Banyuls mesuraient environ $150\ \mu$ après trois mois ; celles de Bretagne étaient légèrement plus grandes.

Tant que les prothalles sont au début de leur développement, leurs cellules contiennent, comme on l'a vu plus haut, un seul plaste très lobé, et dont les lobes deviennent des diverticules. Aux stades ultérieurs, il se fragmente en plusieurs plastes-fils (deux, trois ou quatre) (figure 5, b).

Nous rappellerons, à ce propos, que le nombre des chromatophores dans les cellules des prothalles des Sporochnacées varie d'un genre à l'autre, et que cela pose en outre un problème, car à ce sujet toutes les observations ne concordent pas. Selon SAUVAGEAU, les cellules prothalliennes du *Carpomitra costata* (1926) et du *Sporochnus pedunculatus* (1931) contiennent un seul chromatophore,

tandis que dans celles du *Nereia filiformis* (J. Ag.) Zanard. (1927b) ils sont nombreux. Cependant, nous-même avons souvent observé plusieurs chromatophores dans les cellules des prothalles du *Sporochnus*. Par contre, chez cette dernière espèce, ainsi que l'avait fait SAUVAGEAU chez le *Carpomitra costata*, nous avons noté la présence, dans les oocystes, d'un chromatophore unique, large et très lobé (fig. 4), mais qui ensuite se divise parfois en plusieurs tronçons lorsque ces cellules germent (fig. 6). Il est probable qu'une semblable fragmentation doit se produire, peut-être irrégulièrement, dans toutes les cellules des prothalles, ce qui expliquerait la diversité des données fournies par les divers auteurs.

Les jeunes prothalles de nos cultures, issus des zoïdes des plantes délophycées, ont fructifié trois à quatre mois après le début de leur germination, en produisant des gamétocystes mâles (spermatocystes) et des oocystes (oogones). Ce sont bien, par conséquent, des gamétophytes prothalliens. Dans les cultures de SAUVAGEAU, les prothalles du *Carpomitra* étaient monoïques, ceux du *Nereia* dioïques. Chez le *Sporochnus*, nous avons obtenu, à partir de plantes originaires de la Manche, des prothalles monoïques (fig. 3) mais à partir des plantes originaires de Méditerranée, il semble bien que les prothalles qui se sont formés dans nos cultures aient été dioïques, avec en outre une légère différence d'aspect entre ceux des deux sexes, les filaments des prothalles mâles étant plus grêles que ceux des prothalles femelles.

3) Les organes reproducteurs sexués des prothalles : oocystes et spermatocystes.

a) Les oocystes (= oogones)

Ils sont formés par les cellules terminales des filaments des prothalles. De dimensions d'abord normales, ces cellules se différencient des autres par une dilatation progressive, qui les rend finalement très grosses, et en même temps sphériques ou subsphériques (fig. 4). Elles contiennent à ce moment, un long chromatophore (parfois 2) très déchiqueté, généralement appliqué contre la partie apicale de la paroi.

Les oogones adultes mesurent généralement entre 30 et 80 μ . A ce moment, le contenu de chaque oogone constitue une unique oosphère.

b) Les spermatocystes et les anthérozoïdes (= spermatozoïdes)

Les spermatocystes se développent généralement à l'extrémité de très courts rameaux latéraux portés par les filaments des pro-

thalles (fig. 3, *d* et *e*), mais ils peuvent aussi être produits directement par la cellule basale des oogones (fig. 3, *a*, et fig. 8).

Ils sont de forme conique et ordinairement composés d'une seule cellule, mais ils sont souvent jumelés (fig. 3, *e*). Leur taille

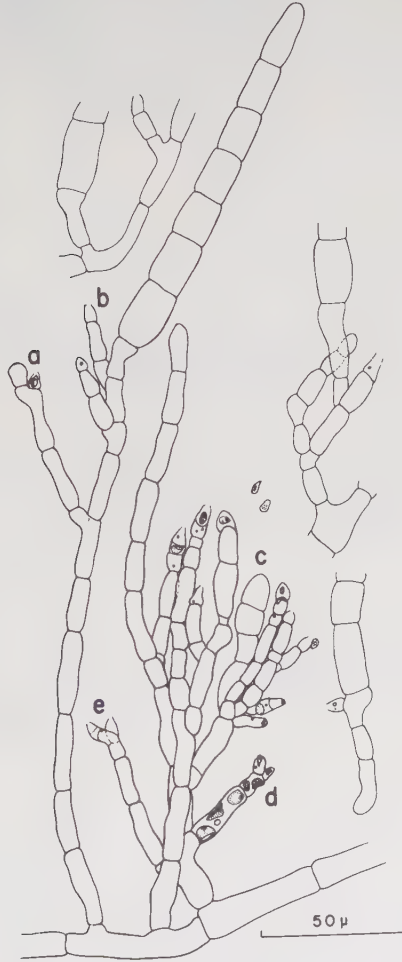


FIG. 3. — Prothalles monoïques, fertiles (plantes de la Manche) : *a*, oogone très jeune portant à sa base un gamétocyste mâle ouvert, qui va libérer son unique anthérozoïde; *b*, un gamétocyste mâle vide, à la base d'un oogone qui a déjà produit un axe filamenteux, primaire, de *Sporochneus*; *c*, plusieurs gamétocystes mâles sur le point de se vider, ou déjà vidés, deux anthérozoïdes sont libérés, un troisième est encore attaché à la paroi du gamétocyste; *d* et *e*, gamétocystes mâles jumelés, montrant un épaississement caractéristique du pore de sortie.

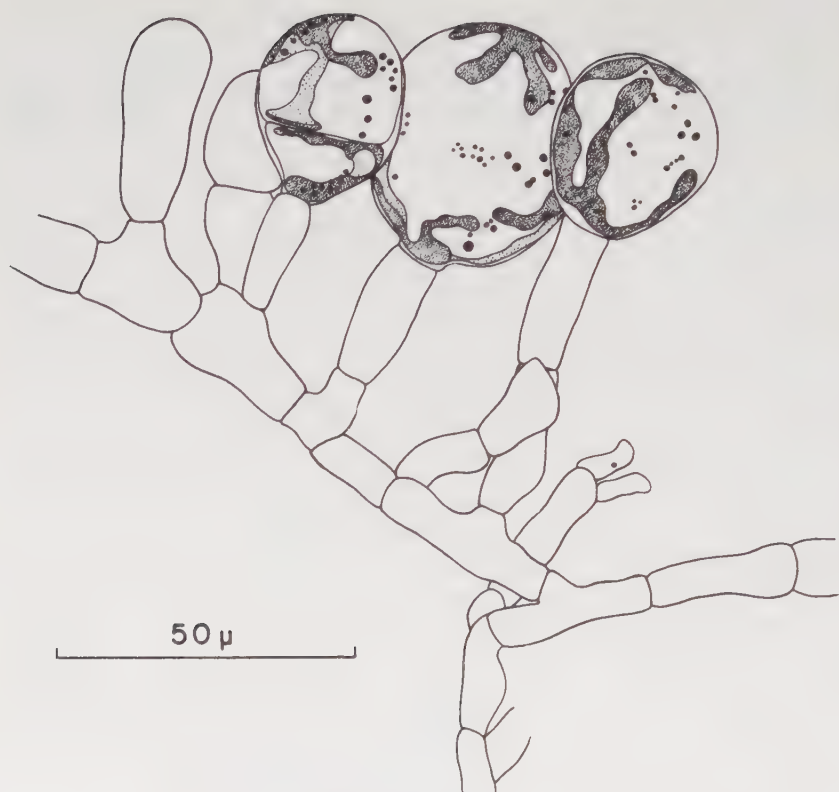


FIG. 4. — Partie d'un prothalle portant deux gamétocystes mâles et des oogones très dilatés contenant chacun un chromatophore diverticulé en voie de division; un premier cloisonnement transversal est visible dans l'oogone de gauche.

varie autour de 5μ et cela dans le cas des plantes aussi bien de la Manche que de la Méditerranée. A l'état immature, leur contenu est très finement granuleux. A un stade ultérieur de leur développement, on y voit un chromatophore unique, un ou deux physodes, et généralement une gouttelette lipidique. A maturité, ils contiennent un seul anthérozoïde, bien visible à travers leur paroi. Les anthérozoïdes mesurent, très uniformément d'une plante à l'autre, qu'elle soit de la Manche ou de la Méditerranée, 4μ en moyenne. Comme le gamétocyste générateur, ils contiennent un seul chromatophore et un ou deux physodes de très petite taille (fig. 3, *c* et 6, *d*). En outre, ils possèdent deux flagelles inégaux. La présence d'un stigma est difficile à affirmer : nous n'avons jamais réussi à le voir. Dans l'ensemble, les anthérozoïdes sont de couleur assez pâle. La figure 3

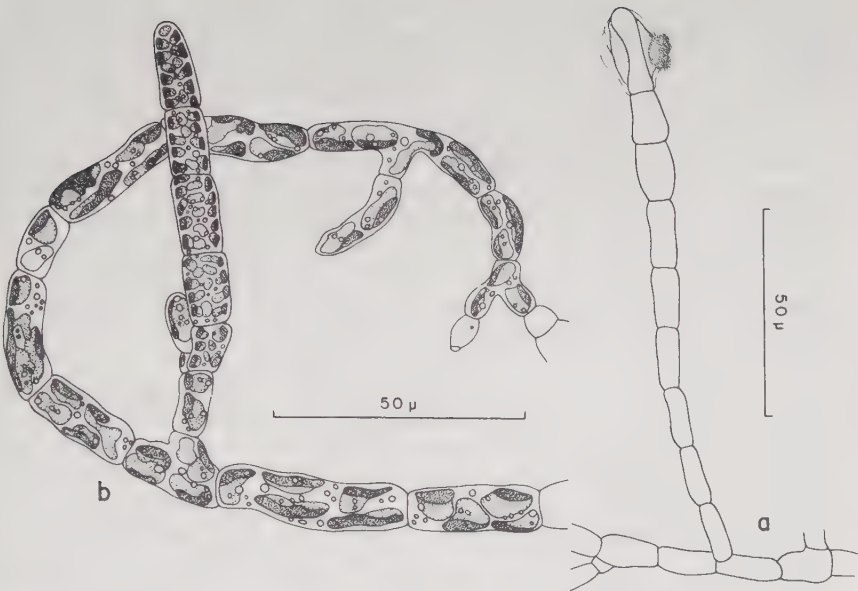


FIG. 5. — Développement des axes primaires filamenteux de frondes délophycées sur les prothalles : *a*. début de germination de l'oosphère, on aperçoit encore un reste de l'oogone et un exsudat muqueux; *b*. détail cytologique d'un filament de plusieurs cellules contenant chacune de nombreux petits plastides discoïdes et différant par là des cellules du prothalle où les plastides sont moins nombreux et plus grands.

en montre plusieurs, dont deux viennent d'être émis par les gamétocystes qui les ont produits : ils en sont sortis par un large pore, ou une déchirure de la paroi, qui montre un épaississement caractéristique à ce niveau.

c) La fécondation des oosphères dans les oogones

Nous n'avons pas observé la fécondation des oogones par les anthérozoïdes. Cependant, sur les trois filaments prothalliens, *a*, *b* et *c* de la figure 6, les oogones paraissent fournir des indices d'une fécondation, car : 1) celui du filament *a* contient deux noyaux se chevauchant, l'un plus petit que l'autre, logés dans une oosphère presque entièrement sortie de l'oogone; 2) on voit sur le filament *b* une oosphère divisée, à l'intérieur d'un oogone dont la paroi est ouverte au sommet; 3) dans l'oogone du filament *c*, une oosphère occupant la même position qu'en *a*, est déjà divisée, et entourée d'un reste de mucilage. D'autre part, un phénomène qui s'est produit très régulièrement, dans nos cultures, est la présence d'oogones

ayant à leur base un gamétocyste mâle qui, de façon régulière, est toujours vidé lorsque l'oosphère a germé. On peut en voir plusieurs exemples sur les fig. 3 et 8; on remarquera, en outre sur la fig. 3, la taille réduite de l'oogone en *a*, où l'anthérozoïde bien que mûr, n'est encore pas sorti du spermatocyste.

Nous avons suivi, en goutte pendante, durant plusieurs jours, des prothalles fertiles, dans l'espoir d'assister à la fécondation, mais nous n'y avons pas réussi. Nous avons seulement constaté, fréquemment, l'existence d'une protandrie nette, déjà observée par SAUVAGEAU chez le *Carpomitra*. Pour cette raison, certaines préparations qui contiennent, à côté de jeunes plantes délophycées de *Sporochnus* à divers stades de développement, des oogones encore en voie de division, ne montrent plus aucun spermatocyste.

D'après ces divers faits, il nous paraît très vraisemblable que les cellules femelles qui, sur les prothalles, sont très dilatées et munies d'un chromatophore généralement plafonnant, entier ou déjà fractionné, ont déjà été fécondées (fig. 4 et pl. VI, 1 et 2). Si nous ne pouvons pas en fournir une preuve directe, un autre argument, majeur celui-là, paraît démontrer l'existence de cette fécondation : comme on l'a vu plus haut, les plantes délophycées sont diploïdes, mais les zoïdes de leurs zoïdocystes uniloculaires se forment avec méiose, et sont donc haploïdes; les prothalles doivent être eux aussi haploïdes, et dès lors une fécondation de leurs oogones est nécessaire pour qu'ils puissent engendrer de nouveaux thalles délophycés diploïdes.

Le développement du thalle délophycé du *Carpomitra*, décrit par SAUVAGEAU (1926) sur les prothalles de cette espèce, est tellement semblable à ce que nous avons observé, que nous pouvons difficilement éviter de penser que, là aussi, il y a eu fécondation. Mais, encore une fois, les anthérozoïdes sont petits et le processus est probablement aussi rapide que la planogamie dans d'autres groupes de Phéophycées, donc aussi difficile à observer. De plus, la protandrie, qui semble habituelle chez les *Sporochnacées*, peut laisser croire, à tort, à un développement apogamique des oogones, et cela d'autant plus que ces derniers semblent passer par un temps de repos avant de germer. Cela explique que, se basant sur la protandrie qu'il avait observée, sur l'absence apparente de fécondation des oogones, et sur le fait que ces derniers ont germé, dans ses cultures, toujours en place sur le prothalle, SAUVAGEAU ait pu en conclure que le développement de la plante délophycée du *Carpomitra costata* est toujours apogamique. Mais cela supposerait que, dans les zoïdocystes uniloculaires des thalles délophycées, il y a apoméiose. Or, si, en effet, il peut y avoir parfois apoméiose chez certaines Phéosporées, on ne peut admettre que ce phénomène soit la règle chez les *Sporochnacées*, puisque la méiose a été observée

sur le sporophyte du *Sporochnus* (MAGNE, 1953) et que par conséquent ses oogones et ses anthérozoïdes sont haploïdes. De plus, nous-même avons découvert l'existence d'une méiose dans un autre genre de la famille des Sporochnacées, le genre *Nereia*.

Nous avons, à deux reprises, essayé de cultiver le *Nereia filiformis*, à Banyuls, pour observer son comportement sexuel. Malheureusement, son développement n'a pas dépassé les premiers stades du gamétophyte fertile, de sorte que nous n'avons pu obtenir l'alternance des générations que décrit SAUVAGEAU (1927b). Nous pouvons, néanmoins, la confirmer par le résultat de l'examen caryologique de cette espèce. En effet, une récolte de très jeunes sporophytes (2 à 5 mm), effectuée toujours dans la région de Banyuls, nous a permis d'observer sur les vingt spécimens récoltés de nombreux stades de méiose, et sur plusieurs nous avons pu compter à la fin de la prophase hétérotypique, dans les zoïdocystes uniloculaires en formation, 20 chromosomes. Ainsi, les zoospores émises par le sporophyte sont haploïdes, par conséquent les gamétophytes qu'elles engendrent le sont également. Nous avons là un argument de plus en faveur de l'existence d'une sexualité chez les Sporochnales. Remarquons en outre que le nombre haploïde de chromosomes ($n = 20$) du *Nereia* est le même que celui du *Sporochnus* (voir plus haut).

On doit donc admettre qu'en l'absence d'apoméiose, l'existence, au moins chez le *Sporochnus pedunculatus* et le *Nereia filiformis*, d'une fécondation des oogones pour la génération des sporophytes diploïdes paraît certaine.

4) *La production par les prothalles de zoïdocystes uniloculaires, organes reproducteurs asexués, et les pléthysmothalles haploïdes du S. pedunculatus*

Les prothalles du *S. pedunculatus* ne produisent pas tous seulement des oogones ou des gamétocystes mâles : en plus de ces organes, nous avons en effet découvert que certains d'entre eux portent de remarquables zoïdocystes uniloculaires, générateurs de « pseudo-anthérozoïdes ». Ces zoïdocystes sont terminaux et se forment sur des prothalles sans spermatocystes.

D'autre part, on observe, dans les cultures, des thalles filamenteux nains. Ils sont, soit semblables aux autres et ramifiés, soit réduits à un filament simple, porté par un reste minuscule de l'embryospores (fig. 7, c). Ils portent des cellules fertiles qui sont généralement terminales et qui ensuite deviennent des zoïdocystes uniloculaires (fig. 6, d; 7, b, c et d). Ceux-ci sont beaucoup plus grands que les gamétocystes mâles, car mesurant de 20 à 40 μ ; ils en diffèrent aussi parce que dans chacun d'eux se forment de nombreux

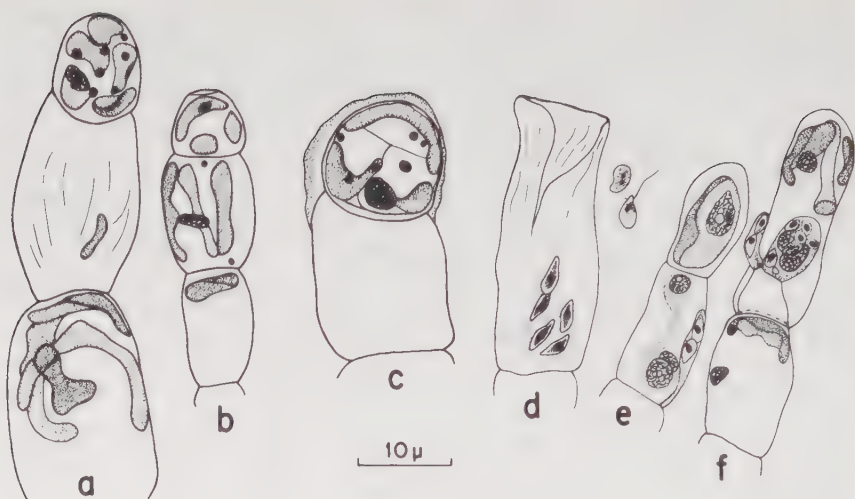


FIG. 6. — Oocystes (= oögones) et zoöcystes uniloculaires (producteurs de « pseudo-anthérozoïdes ») parthénogénétiques : *a.* oosphère sur le point de se libérer de l'oögon et dans laquelle on voit deux noyaux (se chevauchant) ; *b.* un oögon montrant une ouverture à son sommet ; *c.* une oosphère aux trois-quarts dégagée et entourée partiellement d'une gaine mucilagineuse, une division transversale ainsi qu'un début de cloisonnement longitudinal sont visibles ; *d.* un zoöcyste uniloculaire, dont le sommet est déchiré, à peu près vidé de ses « pseudo-anthérozoïdes » dont on aperçoit deux à l'extérieur, chacun portant deux flagelles, un plaste et un noyau ; *e* et *f.* croissance, sur les cellules prothalliennes, de filaments nains plurisériés, qui sont peut-être des spermatocystes, les noyaux sont en pleine activité (*f*) et plusieurs « anthérozoïdes » sont déjà formés (coloration par la réaction de Feulgen).

zoïdes, au lieu d'un seul, et que ces zoïdes, bien que presque identiques aux anthérozoïdes par leur taille et leur morphologie, ne sont apparemment pas des gamètes. Nous avons plus d'une fois observé leur émission (fig. 6, *d* ; 7, *a* et *b* ; pl. VI, 3). Semblables ou à peine plus grands que les anthérozoïdes normaux, leur taille allant de 4 à 6 μ , ils possèdent comme ceux-ci deux flagelles inégaux, un chromatophore unique (qui est toutefois plus large que celui des anthérozoïdes), un stigma (pas toujours visible), et des granulations réfringentes qui sont peut-être des physodes (fig. 7, *a*).

Nous n'avons pu distinguer nettement la paroi des zoöcystes uniloculaires que lorsqu'ils étaient déjà vidés et flasques (fig. 6 et 7), et aucun indice ultérieur n'est venu nous éclairer sur la vraie nature de ces organes. SAUVAGEAU (1931, p. 112) a décrit le même phénomène dans ses cultures de l'*Arthrocladia villosa* qui est l'espèce type des Arthrocladiales, ordre très voisin des Sporocnales. Il signale la présence de germinations courtes et minces, à côté d'amas de « pseudo-anthérozoïdes » semblables à ceux que nous venons de décrire (fig. 7, *a*). Ces zoïdes sont évidemment issus des

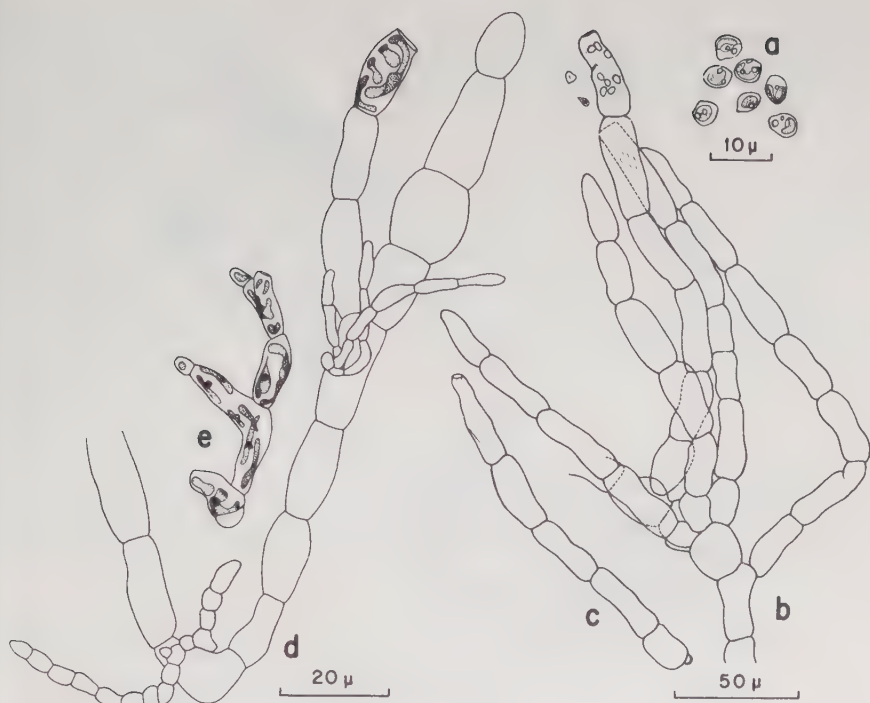


FIG. 7. — Prothalles avec zoöcystes uniloculaires et « pseudo-anthérozoïdes » émis, en voie de germer (en *a*); *c*. court filament prothallien portant un zoöcyste uniloculaire terminal, vidé; *e*. un autre de ces prothalles rudimentaires avec un zoöcyste uniloculaire ouvert, chaque cellule contenant plusieurs phéoplastes; *d*. un prothalle de taille normale avec un zoöcyste uniloculaire ouvert à son sommet, et deux germinations très minces engendrées sans doute par les « pseudo-anthérozoïdes » issus de là.

zoöcystes uniloculaires et ils sont capables de reproduire, asexuellement, de petits thalles semblables aux prothalles dont ils sont sortis. Il semble que ces petits thalles peuvent à leur tour devenir fertiles en produisant, eux aussi, des zoöcystes uniloculaires, générateurs de nouveaux « pseudo-anthérozoïdes ». En effet, toutes nos lames fixées portaient à la fois, au moins quelques-uns de ces thalles, toujours accompagnés de nombreux « pseudo-anthérozoïdes » qu'ils avaient émis, et en outre des germinations plus ou moins développées, quelques-unes prématurément fertiles, provenant de certains de ceux-ci.

Dans l'impossibilité où nous avons été de suivre longtemps, sur le vivant, l'évolution de ces curieuses petites plantes, il est difficile de se prononcer sur leur nature. Toutefois, on peut constater qu'elles ont, en apparence, le caractère de pléthysmothalles, presque cer-

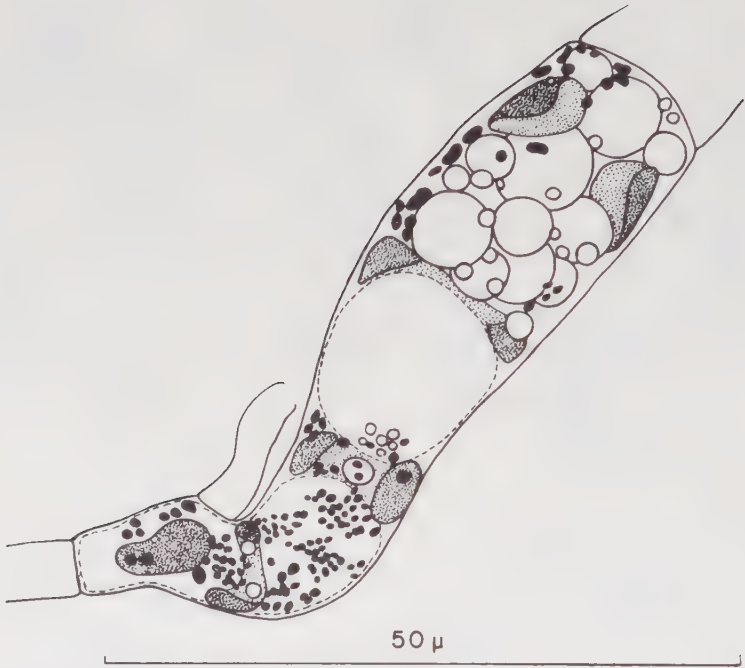


FIG. 8. — Détail cytologique de la cellule basale d'une future fronde délophycée : chromatophores discoides, amas de physodes finement granuleux, une grosse vacuole et de volumineux globules sphériques très réfringents (« corps iridescents »). Prenant naissance sur cette même cellule, on aperçoit un gamétocyste mâle vide.

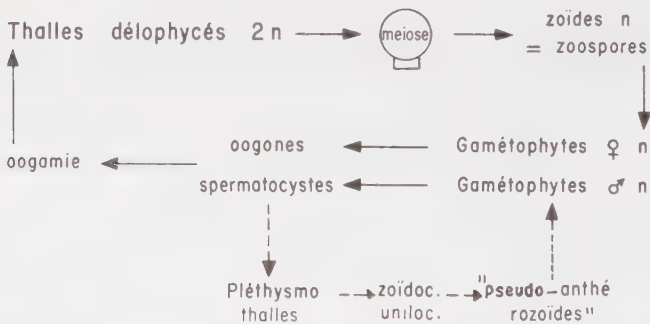


FIG. 9. — Schéma du cycle digénétique, hétérogénératé, du *Sporochneis pedunculatus*, y compris une reproduction parthénogénétique, par les « pseudo-anthérozoides » issus des zoïdocystes uniloculaires des prothalles.

tainement haploïdes. Les petits thalles signalés par SAUVAGEAU chez l'*Arthrocladia*, doivent eux aussi être des pléthysmothalles haploïdes, et on peut penser que ces productions, observées dans deux genres voisins, doivent avoir un rôle à jouer dans leurs cycles de reproduction.

D'autre part, dans les mêmes préparations, certains prothalles pourvus d'oogones normaux, portaient de très courts filaments unisériés et non ramifiés, formés de cinq ou six cellules environ, et fixés soit sur une cellule terminale du prothalle, de nature oogoniale, soit sur une cellule sub-terminale. Ces filaments étaient appliqués sur les rameaux porteurs, et chacune de leurs cellules produisait un seul zoïde, dont nous n'avons toutefois jamais observé l'émission (fig. 6, *e* et *f*; pl. VI, 4).

Nous reprendrons plus loin le problème posé par ces curieuses formations (voir Discussion, p. 223).

Sur la figure 9 nous avons essayé de représenter schématiquement le cycle de reproduction du *S. pedunculatus*, compliqué par les phénomènes que nous venons de décrire.

C) LE DÉVELOPPEMENT DE LA PLANTE DÉLOPHYCÉE DANS LES CULTURES

Les oosphères des prothalles formés dans nos cultures ont, à de très rares exceptions près, germé sur place dans les oogones, comme le faisaient ceux du *Nereia filiformis* et du *Carpomitra costata* étudiés par SAUVAGEAU (pl. VI, 1). Il en résulte qu'il y a, en apparence, germination des oogones. Cependant, dans quelques cas nous avons vu des oosphères se dégager des oogones générateurs (fig. 6, *a* et *c*), ou même complètement sortis. Ce dernier cas a été plus fréquent dans les prothalles nés de plantes méditerranéennes (pl. VI, 2). La fig. 6, *a* montre aussi une oosphère aux trois-quarts sortie et peut-être déjà fécondée (2 noyaux ?); il en est de même en *c*, où l'on aperçoit déjà deux divisions dans une oosphère adhérent encore à l'orifice de l'oogone, et entourée d'une gaine de mucilage (voir également fig. 5, *a*).

De la sorte, chaque prothalle fertile donne naissance, souvent en apparence par ses oogones, en fait par les oosphères contenues dans ceux-ci, à au moins une plante délophycée du *Sporochnus*, et généralement à plusieurs (pl. VI, 5). Ainsi que nous l'avons déjà fait remarquer, lorsque les prothalles commencent à porter de jeunes frondes délophycées, les spermatocystes, du fait de la protandrie, ont déjà entièrement disparu. De plus, certains oogones commencent tout juste à germer. Cela semble indiquer qu'un certain temps de latence existe entre la fécondation et la germination du zygote,

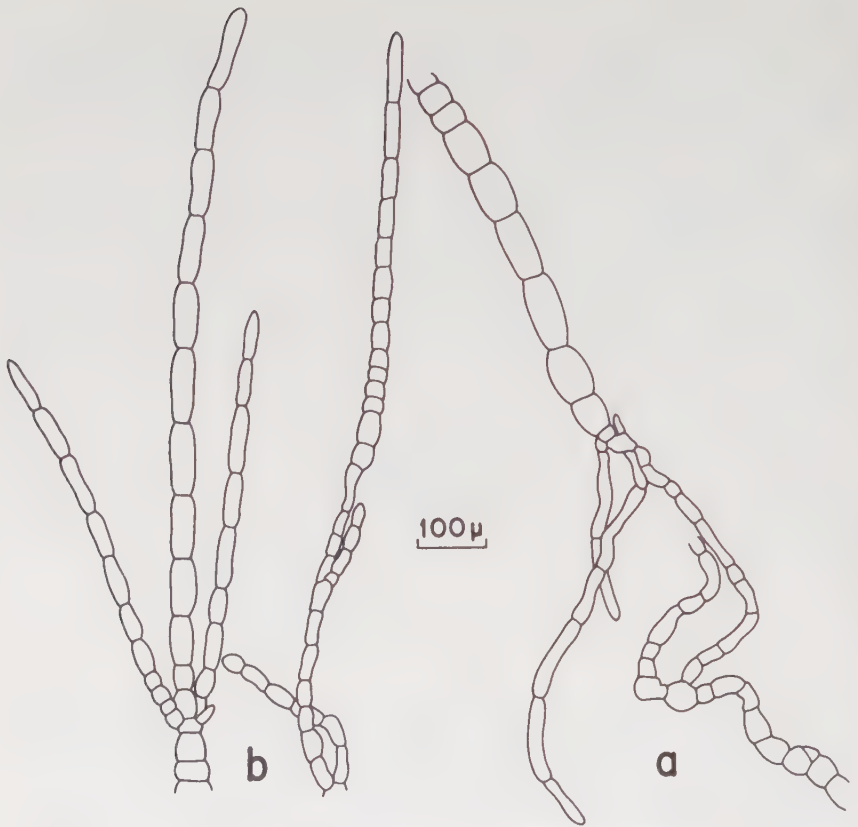


FIG. 10. — Deux jeunes axes filamenteux primaires, montrant la zone méristématique à son début, et les rhizoïdes émis à la base.



FIG. 11. — Méiose dans une très jeune fronde de *Nereia filiformis* (Sporochnale), à la première division des cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires. Stade diacinèse montrant $n = 20$ chromosomes, même nombre haploïde que chez le *Sporochnus pedunculatus*.

à moins toutefois que les oogones à germination tardive n'aient été fécondés après les autres et après la disparition des gamétocystes mâles, par les « pseudo-anthérozoïdes » qui, dans ce cas, seraient capables de fonctionner comme gamètes.

Quand l'oogone commence à germer, il s'allonge (pl. VI, 1) et se cloisonne une première fois transversalement. Ensuite se produit parfois une division longitudinale de la cellule basale, où elle amorce sans doute la formation du premier rhizoïde (fig. 6, c). Puis le tube germinatif s'allonge et, à la suite d'une série de divisions transversales, se transforme en un filament monosiphonné, dont les cellules sont beaucoup plus larges que celles du prothalle qui le porte (fig. 3, b). De plus, ce filament et le prothalle se différencient nettement par leur cytologie, le premier contenant de nombreux petits chromatophores discoïdes (fig. 5, b; fig. 8), et le second des chromatophores plus grands, beaucoup moins nombreux.

Ce premier filament est l'axe filamenteux primaire du premier rameau de la jeune plante délophycée. Il s'allonge de façon variable, puis se forme à son sommet, à partir de sa cellule terminale, une zone méristématique (pl. VI, 6). Le développement ultérieur de la plante correspond à la description que nous en avons donnée au début du présent chapitre. Il est illustré par la figure 10 et les clichés 5 et 6, pl. VI.

On constate ainsi que le développement du *Sporochnus* est bien conforme à ce qu'avait figuré BERTHOLD (in OLTMANN, 1922) pour cette espèce, et de plus semblable à ceux du *Carpomitra* et du *Nereia*, décrits par SAUVAGEAU (1926, 1927b).

D) RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En conséquence des faits observés et rapportés ci-dessus, nous pouvons admettre que le cycle ontogénique du *Sporochnus pedunculatus* est un cycle *digénétique*, du type hétérogénérate et oogame, comportant l'alternance de *sporophytes délophycés diploïdes*, à $2n = 40$ chromosomes, sur lesquels se forment, dans des zoïdocystes uniloculaires, des zoospores méiotiques, et de *gamétophytes adélophycés* (= prothalles) haploïdes, à $n = 20$ chromosomes, porteurs d'oogones et de gamétocystes mâles également haploïdes. Les zoospores des zoïdocystes uniloculaires sont des spores de passage, qui engendrent les prothalles. La fécondation des oosphères par les anthérozoïdes produit des zygotes qui engendrent, en germant, les sporophytes délophycés diploïdes.

Nous avons relevé, en plus, les faits suivants :

a) Les sporophytes, comme ceux du *Carpomitra costata* et du *Nereia filiformis*, décrits par SAUVAGEAU (1926, 1927b), naissent d'un oogone qui germe, la plupart du temps, sur le prothalle qui l'a produit, en donnant un axe filamenteux primaire. Une activité méristématique se manifeste au niveau de la cellule distale de cet axe, par des cloisonnements longitudinaux, qui produisent une zone (de nature sans doute pleuridienne) à partir de laquelle se développent immédiatement des axes filamenteux secondaires corticants, et en même temps, vers le haut, un bouquet de filaments assimilateurs dressés, fortement pigmentés. L'ensemble des axes filamenteux primaires et secondaires forme l'essentiel du premier rameau du sporophyte.

b) Les gamétophytes sont des prothalles dressés, dont les cellules renferment chacune d'abord un chromatophore lobé qui ensuite se fragmente; ils sont monoïques, lorsqu'ils sont issus de plantes originaires de la Manche, et paraissent dioïques dans le cas des plantes méditerranéennes. Les prothalles monoïques portent des oocystes ou oogones, unicellulaires et terminaux, ainsi que des gamétocystes mâles composés d'une cellule conique, exceptionnellement de deux, et généralement disposés sur des rameaux latéraux, ou bien situés sur les cellules sous-oogoniales, ce dernier cas étant très fréquent. Chaque gamétocyste mâle produit habituellement un seul anthérozoïde, et le contenu de chaque oogone constitue une oosphère unique.

La fécondation des oosphères par les anthérozoïdes n'a pas été observée, mais l'existence d'une division réductionnelle dans les zoïdocystes uniloculaires des sporophytes permet de supposer qu'elle doit se produire régulièrement, sinon toujours. Nous avons d'ailleurs observé que lorsque la cellule portant un oogone porte aussi un spermatocyste, l'oosphère ne se dilate et ne commence à se cloisonner qu'après que le gamétocyste mâle a émis son anthérozoïde, et cela nous paraît indiquer qu'elle a d'abord été fécondée par celui-ci. Contrairement à ce qu'avait observé SAUVAGEAU pour le *Carpomitra*, une ouverture est parfois visible au sommet de la paroi des oogones, laissant ainsi un passage éventuel à l'anthérozoïde fécondateur. Nous avons également souvent vu l'oosphère expulsée de l'oogone, bien que ce soit le cas le moins fréquent.

c) Nous signalons enfin que certains des prothalles produisent, à côté d'oogones normaux, de remarquables zoïdocystes uniloculaires terminaux qui sont nettement plus grands que les gamétocystes mâles (ils mesurent entre 20 et 40 μ au lieu de 5 à 6) et produisent de multiples petits zoïdes, longs de 4 μ env., donc semblables par leur taille aux anthérozoïdes, et nettement plus petits

que les zoïdes des sporocystes uniloculaires des sporophytes. Malgré leur ressemblance avec les anthérozoïdes, ces petits zoïdes ne sont vraisemblablement pas des gamètes, du moins par régulièrement, car ils se comportent comme des zoospores directes, et engendrent de petites plantes prothalloïdes, productrices de nouveaux zoidocystes semblables à ceux dont ils sont issus.

Nous pensons que ces petites plantes sont, plus ou moins parfaitement, des pléthysmothalles haploïdes, analogues à ceux des Chordariales, et ayant, comme ceux-ci, valeur de prothalles « impubères ». Peut-être leurs zoïdes sont-ils des *zoogamètes mâles*, comme le suggère leur ressemblance avec les anthérozoïdes. Nous avons à ce sujet supposé que, dans certains cas, il se peut qu'ils fonctionnent comme gamètes mâles, et fécondent les oogones, mais nous n'en avons cependant aucune preuve. Quand ils germent parthénogénétiquement, il se pourrait alors que leur cas soit comparable à celui des anthérozoïdes primaires, ou androspores, des Oedogoniacées nannandres, qui au lieu de féconder les oosphères engendrent des thalles nains, producteurs d'anthérozoïdes secondaires féconds.

DEUXIÈME PARTIE

DISCUSSION DES RÉSULTATS OBTENUS

L'exposé détaillé que nous venons de faire des cycles de reproduction des Phéophycées étudiées par nous en culture nous conduit à reprendre et à discuter de plus près quelques problèmes mis en lumière par les particularités de ces cycles.

Tous les auteurs qui se sont occupés d'Algues brunes ont toujours conclu à la complexité et à la labilité de leur comportement sexuel. Il nous a paru intéressant de comparer quelques-uns de nos résultats avec ce qu'on savait déjà sur les mêmes espèces, ou des espèces, soit voisines, soit appartenant à des groupes étroitement apparentés.

Ces problèmes, tous d'ordre biologique, sont fondamentalement liés au comportement des zoïdes qui lui-même dépend, en partie, de la nature haploïde ou diploïde de leur noyau. Cela revient à dire que la connaissance du cycle nucléaire joue un rôle capital dans la compréhension des cycles de reproduction.

A) GAMÈTES ET ZYGOTES

Chez une partie des espèces de Phéosporées, peuvent fonctionner comme *gamètes* aussi bien les zoïdes formés, avec méiose, dans les zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes, que ceux que produisent, sans méiose, les zoïdocystes pluriloculaires des thalles haploïdes.

- 1) *Zygotes formés par les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes*

La proposition que nous venons de formuler implique que ces zoïdes, considérés jusqu'ici comme des zoospores, peuvent aussi se

comporter comme des gamètes. Dans ce cas, les thalles délophycées ne sont pas de purs sporophytes : ce sont à la fois des sporophytes et des gamétophytes diploïdes, si leurs zoïdocystes uniloculaires donnent à la fois des zoospores et des zoogamètes.

Les premières observations à ce sujet sont anciennes, mais elles paraissent douteuses, et ont été rejetées par la suite, comme improbables par la plupart des auteurs. Ce sont d'abord celles d'ARESCHOUG (1875) qui rapporte la fusion des zoospores du *Dictyosiphon hippuroides*. Beaucoup plus tard, CLINT (1927) dit avoir observé le comportement sexué des zoospores du *Sphacelaria bipinnata* (Kütz.) Sauv.

Les travaux de KNIGHT (1923, 1929) ont fait progresser considérablement la question en montrant que, chez *Pylaiella littoralis* (L.) Kjellm. et *Ectocarpus siliculosus* (Dillw.) Lyngb., les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires sont haploïdes, leur formation étant précédée d'une méiose, et qu'ils peuvent copuler, et ainsi se comporter comme des gamètes. Mais, ces résultats furent accueillis avec beaucoup de réserves, et même contestés par divers auteurs, notamment par DAMMANN (1930) et PAPENFUSS (1933, 1935a), qui ont obtenu des résultats différents en cultivant, la première le *Pylaiella littoralis* à Heligoland, et le second l'*Ectocarpus siliculosus* à Woods Hole.

Depuis lors, un certain nombre de cultures ont donné des résultats analogues à ceux de KNIGHT. Les espèces étudiées ont été : l'*Ectocarpus siliculosus* en Mer Adriatique, par SCHUSSNIG et KOTHBAUER (1934), le *Sphaerotrichia divaricata* (Ag) Kylin (*Nemacystus divaricatus* (Ag.) Hygen), par HYGEN (1934), l'*Asperococcus echinatus* (Mert.) Grev. (*Asperococcus fistulosus* Hook.), par KNIGHT, BLACKLER et PARKE (1935), l'*Heterochordaria abietina* (Rupr.) S. et G. et le *Desmarestia viridis* (Müll.) Lamour., par ABE (1935, 1938). HYGEN, partant des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires des plantes délophycées des stations naturelles, a obtenu un cycle digénétique hétéromorphe, bouclé par le développement de nouvelles plantes délophycées. Ensuite, toujours en culture, certains des zoïdes de ces dernières ont copulé, ce qui a abouti à un cycle monogénétique. Nous avons rappelé, plus haut, que nous-même (1957) avons observé un cas de copulation des zoospores du *Petrospongium berkeleyi* (= *Cylindrocarpus berkeleyi*), mais sans réussir à suivre complètement le développement des zygotes formés. La même année, et plusieurs fois depuis, nous avons revu ce phénomène dans le cas des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires du *Striaria attenuata*, espèce pour laquelle nous avons signalé (1964) et décrit plus haut, dans le présent mémoire, la coexistence d'un cycle monogénétique et d'un cycle digénétique. LOISEAUX (1964) signale également, un nouveau cas de copulation des zoïdes des sporocystes uniloculaires chez le *Myrionema feldmannii* Loiseaux.

Pour SAUVAGEAU (1917, p. 829) et KYLIN (1933, p. 75, 1937, p. 120, 1940, 43) la copulation de tels zoïdes, dont le comportement était classiquement considéré comme asexué, est tout à fait douteuse. Ils ont émis l'opinion qu'il s'agissait là de fausses copulations, les auteurs témoins de ces phénomènes ayant pris, d'après eux, pour des copulations ce qui n'était que la séparation incomplète des zoïdes à leur sortie du zoïdocyste, ou des agglutinations de zoïdes de caractère pathologique.

Il est cependant difficile de confondre une figure de copulation vraie, tout à fait caractéristique, où deux zoïdes s'accrochent par leurs flagelles, se fusionnent plus ou moins rapidement et forment des zygotes qui gardent longtemps une forme irrégulière, avec l'image de deux cellules non séparées à leur sortie du zoïdocyste. Dans ce dernier cas, de part et d'autre d'une membrane mitoyenne rectiligne, ils ont l'aspect de deux demi-cellules régulières, adhérant étroitement l'une à l'autre. Un zygote germant ne présente jamais ce caractère de régularité, et d'autre part, il garde pendant un certain temps des restes visibles des flagelles qui sont des indices sérieux d'une copulation.

L'argument de PAPENFUSS (1933, 1955) est autre. Il lui paraît peu vraisemblable que la gamie puisse avoir lieu en deux endroits d'un même cycle.

L'objection est très valable pour des espèces dont la sexualité se manifeste, comme chez les *Fucus*, selon des modalités fixes et stables; mais il en va autrement pour celles des groupes qui nous occupent, puisque tous les témoignages les plus récents, à leur propos, s'accordent sur l'instabilité, chez elles, des phénomènes de reproduction. Il faudrait voir dans la copulation des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires, une possibilité de multiplication sexuelle de l'espèce, qui n'est qu'une partie d'une alternative, l'autre, la plus fréquemment manifestée, étant représentée par la production de prothalles et la copulation de leurs zoïdes.

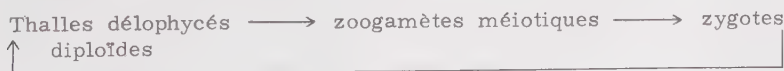
Sans accepter entièrement le point de vue de KNIGHT (1929, p. 317) qui a tendance à généraliser et à étendre aux zoïdocystes uniloculaires des Phéosporées, du moins en Grande-Bretagne, le rôle de gamétocystes, on peut admettre que chez ces Algues le cycle était primitivement digénétique, la copulation s'effectuant entre les zoïdes des thalles haploïdes. Puis se serait manifestée une tendance au transfert de la fonction gamétique aux zoïdes des zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes, ayant pour conséquence un raccourcissement du cycle, devenu ainsi monogénétique. Il se peut aussi qu'à l'origine les zoïdes de ces zoïdocystes uniloculaires n'aient pas eu une destinée définie, certains fonctionnant alors, de façon *aléatoire*, comme spores de passage, d'où un cycle digénétique, et les autres comme gamètes, d'où un cycle monogénétique. Dans cette

seconde hypothèse, l'évolution n'aurait conservé, chez certaines espèces, que le cycle digénétique (cas du *Sauvageaugloia griffithsiana* comparable, chez les Phéophycées évoluées, à celui des Dictyotales), et chez d'autres seulement le cycle monogénétique, uniquement diplophasique (cas possible du *Striaria attenuata* en Suède, et comparable à celui des Fucales; voir à ce propos CHAPMAN, 1962, p. 316).

On doit en outre remarquer qu'un cycle primitivement digénétique peut sans doute, chez quelques espèces, avoir été raccourci par un autre phénomène, celui de l'apogamie, associé à l'apoméiose : sur les thalles diploïdes, les zoïdocystes uniloculaires donneraient alors, sans méiose, des zoïdes eux aussi diploïdes qui, sans copulation reproduiraient de pareils thalles. De la sorte, tout cycle sexué, mono- ou digénétique, se trouverait supprimé.

On a déjà vu qu'une telle suppression des cycles sexués, par apogamie et apoméiose, s'observerait, selon KYLIN (1934), pour le *Striaria attenuata*, sur les côtes de Suède. Cet auteur pense aussi qu'elle se retrouve chez le *Dictyosiphon chordaria* Aresch., étudié par B.R. FÖRN (1934). On pourrait peut-être l'admettre aussi pour expliquer les résultats obtenus par KORNMAN (1962), à Heligoland, dans ses cultures du *Chordaria flagelliformis*. Les plantes délophycées de cette Algue ne portent que des zoïdocystes uniloculaires. Selon KORNMAN, les zoïdes qui en sortent sont des spores directes, et l'on peut ainsi obtenir pendant la belle saison, par voie asexuée, plusieurs générations délophycées successives. A la fin de l'été, les zoïdes de la dernière de ces générations engendrent, également sans copulation, des « thalles nains » qui ne sont ni des prothalles, car ils ne produisent pas de gamètes, ni des pléthysmothalles, car ils ne se multiplient pas par voie asexuée. Ces thalles nains deviennent fertiles durant l'hiver et portent des zoïdocystes pluriloculaires dont les zoïdes sont des spores génératrices, au printemps, de nouveaux thalles délophycés. Bien qu'aucune numération chromosomique n'ait été faite, on pourrait admettre que toutes les générations observées, délophycées ou naines, sont diploïdes et apoméiotiques, et par suite productrices de zoïdes également diploïdes, d'où naît la génération diploïde suivante.

Toutefois, comme nous l'avons déjà dit, nos propres observations sur le *Striaria attenuata* ne confirment pas celles de KYLIN, et font penser que peut-être le cycle de cette espèce, en Suède, est uniquement monogénétique du type :



et non pas apoméiotique et apogame. Quant aux résultats de KORNMAN, ils ne s'accordent pas non plus avec les résultats de nos cul-

tures du *Chordaria flagelliformis* qui nous ont montré, on l'a vu, un cycle digénétique, compliqué par la production de pléthysmothalles haploïdes. D'autre part, en l'absence de numération chromosomique, il est bien difficile de savoir ce que sont les « thalles hivernaux nains » observés par cet auteur. Contrairement aux thalles délophycés, mais à la façon de prothalles, ils portent uniquement des zoïdocystes pluriloculaires, et on peut se demander en effet s'il ne s'agit pas de prothalles, producteurs de zoogamètes dont la copulation aurait échappée à l'œil de l'observateur. De toute façon, on ne peut considérer le problème comme résolu.

2) *Zygotes formés par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires des thalles haploïdes*

La copulation des zoïdes issus des zoïdocystes pluriloculaires, développés sur des thalles haploïdes, prothalliens ou non, est considérée actuellement comme le cas normal et habituel de sexualité chez les Phéophycées, par tous les auteurs qui pensent que le cycle de ces Algues est fondamentalement digénétique, c'est-à-dire par la plupart.

Ce sont les observations de REINKE (1877, 1878b) puis de FALKENBERG (1879) sur *Zanardinia prototypus* Nardo et *Cutleria multifida* (Smith) Grev., et de BERTHOLD (1881), SAUVAGEAU (1896) et OLTMANN (1899) sur *Ectocarpus siliculosus*, qui ont révélé la nature sexuée des organes pluriloculaires. Depuis lors, elle a été confirmée par les travaux de plusieurs autres auteurs (voir KNIPE, 1928, p. 138; KYLIN, 1933, p. 74; FRITSCH, 1945, p. 126; PAPENFUSS, 1955, p. 167; VAZART, 1963, p. 134), notamment par ceux de SAUVAGEAU (1915, 1917), sur *Saccorhiza bulbosa* de La Pyl. et *Dictyosiphon foeniculaeus* (Huds.) Grev. Au total, bien que la copulation des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires des thalles haploïdes n'ait pas été observée chez toutes les espèces à générations alternantes, elle l'a été plus souvent que celle des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes.

B) PLANTES ADÉLOPHYCÉES : PROTONÉMAS ET PROTHALLES

Quelle que soit l'origine des zoïdes qui les ont formés, les zygotes, en germant, engendrent un protonéma diploïde, sur lequel se développent ensuite des frondes délophycées, également diploïdes. Les zoïdes fonctionnant comme spores, peuvent se comporter de la même façon, ou bien engendrer un prothalle, ce dernier cas étant celui des spores de passage dans les cycles digénétiques hétérogénérés.

1) *Protonémas nés de zygotes, et générateurs de frondes délophycées diploïdes : structure et tendance à leur suppression*

Ces protonémas peuvent être ectocarpoïdes, pseudo-discoïdes ou myrionémoïdes. Dans le premier cas, ils sont formés d'un filament rampant, qui peut demeurer simple ou se ramifier plus ou moins abondamment. Quand ils sont pseudo-discoïdes, ils sont constitués par un enchevêtrement plus ou moins dense des ramifications d'un filament protonémien primaire, ou bien ils se développent grâce à un recloisonnement actif de quelques cellules de ce filament, donnant des ramifications étroitement coalescentes, dont l'ensemble a l'apparence d'un disque. Quant aux protonémas myrionémoïdes, ils naissent d'une cellule primordiale qui, par deux divisions orthogonales, se divise en quatre cellules, disposées en un système étoilé qui s'étale ensuite par une croissance marginale accompagnée de nouveaux cloisonnements.

Un bon exemple de protonémas *pseudo-discoïdes* est fourni par ceux que nous avons observés en cultivant le *Sauvageaugloia griffithsiana* et le *S. chordariaeformis*. Chez ces deux espèces, nous n'avons jamais obtenu de vrais disques myrionémoïdes analogues à ceux qu'ont vu se développer SAUVAGEAU (1927c) dans des cultures du *Castagnea zosterae* (J. Ag.) Thur., et PARKE (1933) dans celles du *Mesogloia vermiculata* (Smith) Le Jol. Chez le *S. griffithsiana*, les thalles protonémiens pseudo-parenchymateux de nos cultures, que nous pourrions peut-être considérer comme des disques, sont de taille très réduite comparés à ceux qu'obtenaient les deux auteurs cités, et il est possible que cela résulte d'une tendance, chez cette espèce à la réduction du stade protonémien.

Des protonémas au contraire purement *ectocarpoïdes* se sont développés dans nos cultures du *Striaria attenuata* et du *Stictyosiphon adriaticus*, espèce qui, de plus, nous ont permis de constater un phénomène intéressant : la tendance chez certaines Phéophycées, à la *réduction*, qui mène à la *suppression du stade protonémien*, cela par l'effet d'une *accélération du développement* (tachygenèse). Chez le *Striaria*, le protonéma, normalement rampant, filamenteux et ramifié, se réduit en effet très souvent à un très court filament, qui engendre la fronde dressée sans s'être préalablement allongé et ramifié. Chez le *Stictyosiphon*, la réduction du protonéma peut aller plus loin encore : dans certains cas, il n'est plus représenté que par l'embryospore qui engendre directement la fronde.

On remarque ici que les deux espèces chez qui nous avons observé ainsi des phénomènes de réduction du stade protonémien sont apparentées : toutes les deux ont un cycle digénétique hétéromorphe et ont été réunies (KYLIN, 1947), d'après l'ensemble de leurs

caractères, dans une même famille, celle des Striariacées, qui appartenait autrefois à l'ordre des Punctariales, actuellement réuni à celui des Dictyosiphonales par PAPENFUSS (1947).

2) *Protonémas nés de spores, et générateurs de frondes délophycées diploïdes ou haploïdes.*

Ces protonémas sont organisés comme ceux que donnent les zygotes. Ils sont *diploïdes* s'ils naissent de spores directes produites, sans méiose, par les thalles diploïdes, généralement dans des zoïdocystes pluriloculaires, quelquefois aussi dans des zoïdocystes uniloculaires qui sont alors apoméiotiques. Ils sont *haploïdes* seulement quand ils doivent donner des thalles délophycés haploïdes, ce qui ne se produit que chez les Isogénératées. Chez ces dernières, les spores de passage, produites avec méiose, par les zoïdocystes uniloculaires des thalles diploïdes, et les spores directes produites par les thalles haploïdes, produisent de tels protonémas.

Un cas de spores directes diploïdes, produisant des *protonémas diploïdes*, est fourni par le *Stictyosiphon soriferus* (Rke.) Rosen., qui ne possède que des zoïdocystes pluriloculaires. A partir des zoïdes de ces derniers, et sans copulation préalable, SAUVAGEAU (1929), et plus tard nous-même, avons obtenu des protonémas ectocarpoïdes. Selon SAUVAGEAU, ils se développent rapidement (en 3 ou 4 semaines), ils sont minuscules par comparaison avec les plantules qu'ils engendrent, et ils contiennent plusieurs plastes par cellule. Nos résultats confirment les siens. Les protonémas avec frondes dressées, obtenus par cet auteur, comme par nous, ressemblent à s'y méprendre à ceux que nous représentons dans le chapitre du *S. adriaticus* (fig. 8, a, p. 172) et qui bouclent le cycle de cette Algue.

Sur le *Stictyosiphon tortilis*, les essais de ROSENVINGE (1935) avaient donné des résultats analogues. Ayant mis en culture des zoïdes de sporocystes qu'il supposait pluriloculaires, car à cette époque on n'en connaissait pas d'autre sur cette espèce, il a en effet vu se former des thalles rampants producteurs de filaments dressés. Ceux-ci étaient composés de cellules à plusieurs plastes, et ils portaient des zoïdocystes pluriloculaires terminaux. L'ensemble de chaque thalle rampant et de ces filaments représentant, à son avis, un sporophyte reproduit directement par la germination de l'un des zoïdes des plantes-mères. Le thalle rampant serait donc un protonéma diploïde.

Toutefois, une discussion serait ici nécessaire, parce que selon NAYLOR (1958b) cette Algue peut porter des zoïdocystes uniloculaires donnant, avec méiose, des spores haploïdes, génératrices de pro-

thalles. Ce cas est aussi celui du *Stictyosiphon adriaticus*, d'après nos propres observations. Il est donc possible que ROSENVINGE ait lui aussi mis en culture des zoïdes de zoïdocystes uniloculaires, et obtenu non pas des protonémas, mais des prothalles.

Un autre exemple de *protonémas diploïdes* produits par des spores directes est celui du *Petalonia fascia*.

Les frondes dressées de cette Algue se développent à partir d'un protonéma, à la fois filamenteux et discoïde, qui produit en même temps des organes pluriloculaires. Ceux-ci émettent des zoïdes qui sont des spores directes capables de redonner, asexuellement, le même système protonémien, pareillement générateur de frondes à zoïdocystes pluriloculaires. Nous avons vu (p. 125) que cette reproduction directe a été observée par tous les auteurs qui ont étudié cette espèce en Europe.

Mais là encore une discussion serait nécessaire, car nous avons vu également qu'au Japon, le cycle de cette Algue est peut-être différent : selon KUNIEDA et ARASAKI (1947), il y aurait en effet une alternance isomorphe entre des sporophytes à zoïdocystes pluriloculaires et des gamétophytes à zoïdocystes apparemment uniloculaires. Les gamétophytes sont organisés comme les sporophytes, mais ils demeurent microscopiques. Aucune étude du cycle caryologique n'ayant été réalisée, une pareille alternance n'est toutefois pas confirmée.

D'autre part, ces résultats sont à rapprocher de ceux de P. DANGEARD (1963) qui a obtenu plusieurs fois, dans ses cultures du *Petalonia zosterifolia*, des thalles microscopiques à zoïdocystes uniloculaires dont on peut penser qu'il s'agit de gamétophytes. Mais ces thalles ne sont que rampants et filamenteux, à la façon de prothalles classiques. La copulation de leurs zoïdes n'a pas été vue et l'auteur n'a effectué aucune numération des chromosomes. Rappelons que KUCKUCK (1912) avait signalé une copulation entre des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires de la plante délophycée du même *P. zosterifolia*, mais sans avoir pu suivre la destinée des zygotes. KNIEP (1928, p. 149) avait exprimé l'opinion que ceux-ci devaient engendrer des thalles microscopiques à zoïdocystes uniloculaires.

La découverte de P. DANGEARD, si elle est confirmée par de nouvelles expériences et surtout par une étude caryologique, donnerait raison à KNIEP et éclairerait en partie le cycle, demeuré jusqu'ici tellement obscur, des Scytosiphonales. Cet ordre a été créé par FELDMANN (1949), qui a réuni, en raison de très grandes ressemblances qui existent entre eux, divers genres et espèces jusqu'alors dispersés dans la systématique des Phéophycées. L'étude de la reproduction et des cycles de ces espèces, remarquables par diverses singularités, paraît en justifier la création.

3) *Prothalles nés de spores de passage produites, avec méiose, par les thalles diploïdes, dans leurs zoïdocystes uniloculaires*

Nous avons vu se former de tels prothalles, d'une part chez *Sauvageaugloia griffithsiana*, *Striaria attenuata* et *Stictyosiphon adriaticus*, ainsi que chez *Chordaria flagelliformis* (1955), et d'autre part chez le *Sporochnus pedunculatus*.

Chez les quatre premières espèces, il est formé d'un filament primaire rampant dont les ramifications, plus ou moins abondantes, forment un système ectocarpoïde qui le plus souvent produit des pseudo-disques.

Le prothalle du *Sporochnus* est d'un type très différent : son filament primaire est dressé; en se ramifiant, il produit un thalle arbusculaire dépourvu de partie prostrée.

4) *Appareil plastidial des protonémas et des prothalles*

En règle générale, les prothalles d'une espèce donnée sont morphologiquement semblables à ses protonémas. Néanmoins, très souvent il existe entre les deux une différence d'ordre cytologique, portant sur l'appareil plastidial des cellules : dans les protonémas, dès le début du développement, celles-ci contiennent plusieurs plastides, tandis que dans les prothalles encore très jeunes elles n'en renferment qu'un seul. Mais on doit remarquer que cette différence ne s'observe qu'au début du développement : chez le *S. attenuata* et le *St. adriaticus*, selon nos observations, et chez le *St. tortilis*, selon NAYLOR (1958b), les cellules des jeunes prothalles sont bien monoplastidiées, mais il y a plusieurs plastides dans celles des prothalles âgés.

C'est cette différence cytologique habituelle entre protonémas et prothalles qui a fait penser à ROSENVINGE (1935, voir plus haut) que, à partir des zoïdes des zoïdocystes supposés pluriloculaires des thalles délophycés du *St. tortilis*, il avait obtenu des protonémas, producteurs ensuite de rameaux dressés porteurs de zoïdocystes pluriloculaires. Mais on a vu que, chez cette même espèce, NAYLOR n'avait trouvé que des zoïdocystes uniloculaires donnant, avec méiose, des zoïdes producteurs de prothalles formés de cellules d'abord à plaste unique, ensuite à plusieurs plastides. De notre côté, chez le *St. adriaticus*, nous avons obtenu aussi des prothalles qui, à l'état jeune, étaient semblables à ceux de NAYLOR, mais ensuite, en fin de saison, ressemblaient aux thalles obtenus par ROSENVINGE. Cela nous porte à croire que ces thalles étaient, non pas des protonémas, mais des prothalles âgés. Cette opinion est justifiée,

d'ailleurs, par les caractères de leurs filaments dressés et de leurs zoïdocystes, qui rappellent ceux des prothalles et pas du tout ceux des plantes diploïdes.

C) POLYMORPHISME DES PLANTES ADÉLOPHYCÉES ET ORIGINE DE L'HÉTÉROMORPHISME DES GÉNÉRATIONS ALTERNANTES CHEZ LES HÉTÉROGÉNÉRATÉES

1) *L'hétéroblastie des protonémas et des prothalles*

Le terme d'*hétéroblastie* a été utilisé pour la première fois par SAUVAGEAU (1924b) qui, le premier, a observé la production de deux sortes de thalles adélophycés dans ses cultures du *Castagnea zosterae*, les uns myrionémoïdes, les autres ectocarpoides, engendrés les uns et les autres par les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires aussi bien que par ceux des zoïdocystes pluriloculaires. Depuis, il a retrouvé ces phénomènes dans ses cultures de plusieurs espèces de Phéophycées, notamment chez deux *Castagnea* de petite taille, le *C. cylindrica* Sauv. et le *C. irregularis* Sauv. (1924b) et chez l'*Asco-cyclus orbicularis* Magnus (1924b), le *Giraudya sphacelarioides* Derb. et Sol. (1927a), le *Leathesia difformis* (L.) Aresch. (1925), le *Stictyosiphon soriferus* (1929, qu'il désigne sous le nom de *St. corbierei*). Dans tous les cas cités par lui, les zoïdes produisant des germinations soit ectocarpoides, soit discoïdes, étaient comme chez le *Castagnea zosterae*, issus de plantes porteuses à la fois de zoïdocystes pluriloculaires et uniloculaires. Etant donné ce qu'on sait actuellement du cycle caryologique des Algues brunes, on peut admettre, *a priori*, que ces plantes étaient diploïdes, et supposer que les thalles adélophycés étaient, les uns des prothalles nés des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires, les autres des protonémas engendrés par ceux des zoïdocystes pluriloculaires. Il y aurait donc deux sortes de prothalles et deux sortes de protonémas : l'une myrionémoïde, l'autre ectocarpode.

Depuis lors, d'autres cas d'hétéroblastie ont été observés par divers auteurs. Ainsi :

NAYLOR (1955), chez l'*Adenocystis utricularis* (Bory) H. et H., a obtenu à partir des zoïdes, probablement diploïdes et apoméiotiques, de zoïdocystes uniloculaires, des protonémas les uns ectocarpoides, les autres myrionémoïdes. Tous ont ensuite engendré des frondes délophycées. De plus, quelques-uns des protonémas ectocarpoides portaient des zoïdocystes pluriloculaires.

LOISEAUX (1964), chez le *Myrionema feldmannii* a constaté que les zygotes formés par les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires

engendrent des thalles de deux sortes : ectocarpoïdes et myrionémoïdes, les uns et les autres diploïdes et porteurs des deux types d'organes reproducteurs. De même, les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires, en germant directement, produisent des thalles, tantôt ectocarpoïdes, tantôt myrionémoïdes, qui sont également diploïdes. Cette espèce manifeste donc une hétéroblastie constante.

2) *Le dimorphisme des protonémas et des prothalles*

Dans les cas d'hétéroblastie vraie qui viennent d'être rapportés, les deux sortes de protonémas ou de prothalles sont de types différents : elles diffèrent dès le début du développement, par le mécanisme même de celui-ci. Mais d'autres fois, il y a seulement *dimorphisme* : alors, les deux sortes sont du même type, leur développement commence de la même façon, elles ne diffèrent que parce que, chez l'une d'elles, il demeure incomplet.

Un tel dimorphisme a été observé dans le cas de *protonémas*, par HOLLENBERG (1941) chez l'*Hapterophycus canaliculatus* S. et G., puis par nous-même (voir p. 117) chez le *Sauvageaugloia chordariae-formis*. Dans les deux cas, tous les protonémas sont d'abord ectocarpoïdes; ensuite, les uns demeurent à ce stade de développement, tandis que les autres, par une évolution ontogénique plus poussée, deviennent ou produisent des pseudo-disques.

Dans le cas des *prothalles*, nous avons observé un dimorphisme analogue chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* et le *Stictyosiphon adriaticus*. Chez le *Sauvageaugloia*, certains des prothalles demeurent ectocarpoïdes et purement rampants; les autres produisent ensuite des pseudo-disques et des filaments dressés, parfois même des rameaux cladomiens rudimentaires; tous portent des sporocystes pluriloculaires (voir p. 85). Chez le *Stictyosiphon*, de même, certains demeurent ectocarpoïdes rampants; les autres se garnissent par la suite de filaments dressés, mais non de rameaux cladomiens; tous portent des sporocystes pluriloculaires du même type.

3) *La signification morphologique de l'hétéroblastie et du dimorphisme*

Les causes possibles des phénomènes d'hétéroblastie et de dimorphisme ont été l'objet de diverses hypothèses.

Pour SAUVAGEAU (1924a, 1927c), la production chez le *Castagnea zosterae*, à partir des zoïdes de la plante adulte, de protonémas myrionémoïdes générateurs de filaments dressés, fertiles comme eux, serait normale et favorable à l'espèce. La réduction du proto-

néma à un disque minuscule, ou même à l'embryospore, serait due à une accélération du développement embryonnaire. L'hétéroblastie résultant de cette réduction ne serait conditionnée ni par la sexualité ni par les conditions externes (1927c, p. 425).

KYLIN (1933), de son côté, attribue la formation des disques ou bien leur défaut à des causes plutôt mécaniques, telles que l'encombrement des cultures (*Scytosiphon lomentaria*, 1933, p. 47), ou même la motilité des zoïdes au moment de leur fixation sur le substratum (*Cladosiphon zosterae* (J. Ag.) Kylin, 1933, p. 56).

Pour PARKE (1933), la présence de germinations discoïdes serait liée à la sexualité des zoïdes. Chez le *Mesogloia vermiculata*, elle obtient des disques protonémies diploïdes après copulation des zoïdes des prothalles haploïdes. En conséquence, elle suppose que les protonémas myrionémoïdes du *Castagnea zosterae*, apparus dans les cultures de SAUVAGEAU, sont eux aussi diploïdes, et nés de la copulation des zoïdes des sporocystes uniloculaires. Les protonémas réduits auraient au contraire été engendrés sans copulation.

Selon HOLLENBERG (1941), l'hétéroblastie de l'*Hapterophycus canaliculatus* s'expliquerait en admettant qu'il y a non pas deux sortes de protonémas ou de prothalles, mais des protonémas et des prothalles. Quand les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires se forment avec méiose, ils donneraient des prothalles haploïdes, ectocarpoïdes. Quand il y a apoméiose, ils donneraient des protonémas diploïdes, myrionémoïdes.

D'après NAYLOR (1955), l'hétéroblastie de l'*Adenocystis utricularis* est due uniquement aux conditions extérieures. Les embryospores placées en eau de mer courante donnent des disques, celles qui sont conservées en eau calme germent en filaments. Ces deux sortes de germinations sont interprétées par elle comme arrêtées à des stades juvéniles et cependant capables de reproduire « accessoirement » la plante par des zoïdes de leurs sporocystes pluriloculaires. En outre, elles seraient vraisemblablement toutes diploïdes par apoméiose.

Les observations de LOISEAUX (1946) sur les Myrionémacées montrent enfin que, chez ces Algues, l'hétéroblastie ne résulte pas d'une action du substrat, mais que les protonémas myrionémoïdes sont toujours diploïdes.

A notre avis, les phénomènes de *dimorphisme* que montrent les prothalles ou les protonémas peuvent être interprétés en faisant appel à la notion de *néoténie*. Comparés aux plantes délophycées, ces thalles en effet sont néoténiques, ils deviennent fertiles sans dépasser les stades juvéniles de leur développement. Il y a alors dimorphisme si, chez certains d'entre eux, la néoténie est plus accusée que chez les autres.

Cette notion peut être rapprochée de celle d'*accélération du développement embryonnaire* (tachygenèse), invoquée par SAUVAGEAU. Il y a toutefois une différence importante : dans les cas véritables d'accélération ontogénique, les stades embryonnaires sont plus ou moins complètement escamotés, mais le stade du développement complet est néanmoins atteint. Dans les cas de néoténie, au contraire, ils ne le sont pas : l'accélération porte ici sur l'apparition de la fertilité. Celle-ci se manifeste alors que le développement est encore incomplet, et ce dernier ne se poursuit pas jusqu'au stade terminal. C'est par un phénomène d'*accélération du développement* que, chez les Striariacées (*Striaria* et *Stictyosiphon*; voir p. 171, la partie protonémienne des thalles délophycés tend à se réduire à un simple filament non ramifié, ou même à l'embryospore, produisant prématurément des frondes dressées. C'est, au contraire, par *néoténie* que les prothalles produisent leurs gamétocystes avant de s'être complètement développés, et à un stade plus juvénile chez certains d'entre eux que chez les autres. Remarquons, cependant que, dans un cas comme dans l'autre, il y a un arrêt du développement, empêchant le passage aux stades ultérieurs de celui-ci.

L'intervention de la *néoténie* dans les phénomènes de dimorphisme est particulièrement claire chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* (voir plus haut). Chez cette espèce, les prothalles les plus développés comprennent une partie ectocarpoïde rampante, des pseudo-disques, des filaments dressés et des rameaux cladomiens. Ils sont donc organisés comme les thalles délophycés, sauf que leurs rameaux cladomiens demeurent petits, rudimentaires, et donc ne se développent qu'incomplètement. Comparés aux thalles délophycés, ces prothalles deviennent fertiles sans atteindre un développement complet, et ils sont donc néoténiques. Les autres prothalles sont réduits à leur partie prostrée ectocarpoïde, et deviennent donc fertiles après un développement encore moins complet, c'est-à-dire à un stade encore plus juvénile; leur néoténie est ainsi plus poussée. De la sorte, les deux catégories de prothalles diffèrent bien par une inégale néoténie.

Toutefois, on notera ici que la néoténie permet d'interpréter seulement les phénomènes de *dimorphisme*, par lesquels les deux sortes de prothalles ou de protonémas, malgré leurs différences, sont du même type, l'une et l'autre ayant un développement primordial ectocarpoïde. Elle n'explique pas l'hétéroblastie, qui implique au contraire entre les deux sortes une différence de type fondamentale, l'une étant d'abord ectocarpoïde, filamenteuse, l'autre d'emblée myrionémoïde, parenchymateuse, donc une différence de *niveau d'évolution*. A la néoténie se serait superposée une tendance évolutive menant de l'un des types à l'autre. Resterait à savoir lequel de ces deux types est le plus primitif et lequel est le plus

évolué. Il semble, *a priori*, que le plus primitif puisse être le type ectocarpoïde, mais cela n'est pas certain, et cette question ne peut actuellement être résolue.

4) *L'hétéromorphisme des générations, sa signification morphologique et son origine*

Ce que nous venons de dire du dimorphisme des prothalles et des protonémas, et de son interprétation par la néoténie, nous conduit à considérer le dimorphisme qui existe, chez les Hétérogénératées, entre les sporophytes (délophycés) et les gamétophytes (adélophycés), c'est-à-dire l'*hétéromorphisme des générations*.

Là encore la *néoténie* a dû jouer un rôle très important. Avec divers auteurs, notamment FRITSCH (1942b), puis CHADEFAUD (1952), on peut penser que l'alternance des générations était primitivement *isomorphe*, comme elle l'est encore chez les Isogénératées. Le cas du *Sauvageaugloia griffithsiana* montre que, ensuite, chez les Hétérogénératées, ou du moins une partie d'entre elles, cette alternance est devenue *hétéromorphe* du fait que les thalles haploïdes, gamétophytiques, ont été frappés par une néoténie plus ou moins accusée, qui a empêché leur complet développement et les a réduits ainsi à de minuscules prothalles. Alors que, d'une façon générale, les thalles diploïdes sporophytiques ont conservé la structure fondamentale, comportant une partie protonémienne et des frondes délophycées. La très grande ressemblance existant, chez chaque espèce, entre prothalles et protonémas, confirme d'ailleurs cette façon de voir.

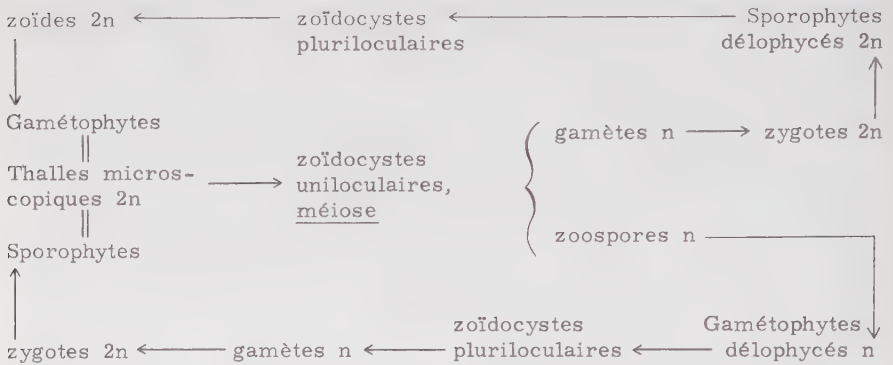
L'*hétéromorphisme* ainsi réalisé se serait d'ailleurs établi progressivement par une évolution au cours de laquelle les effets de la néoténie ont été de plus en plus accusés. Un exemple de cette évolution pourrait être celui des Scytosiphonales :

a) Le *Colpomenia sinuosa* (Mert.) Derb. et Sol., ainsi du moins que l'ont constaté, au Japon, KUNIEDA et SUTO (1938), a encore une alternance *isomorphe* : les gamétophytes, produits au printemps, ont la même structure que les sporophytes, produits à l'automne; ils n'en diffèrent que par la nature de leurs organes reproducteurs. Ceux-ci sont des gamétocystes, les uns mâles, les autres femelles, producteurs de zoogamètes dont la copulation planogame a été observée, tandis que les sporophytes portent des sporocystes pluriloculaires (les sporocystes uniloculaires sont encore inconnus) dont les zoïdes germent asexuellement.

b) Ensuite, le *Petalonia fascia*, selon KUNIEDA et ARASAKI (1947), aurait une alternance *sub-isomorphe*, avec des gamétophytes (à ga-

métocystes apparemment uniloculaires) encore organisés comme les sporophytes (à sporocystes pluriloculaires), mais beaucoup plus petits car ils demeurent microscopiques.

Si cela est exact, on peut supposer le cycle suivant :



c) Il est possible que les observations récentes de DANGEARD (1963) indiquent l'existence d'un cycle semblable chez le *P. zosterifolia*. Chez cette espèce il a vu en effet les zoïdes des sporophytes délophycés engendrer des thalles prothalloïdes, rampants et filamenteux, porteurs de zoidocystes uniloculaires, qui sont peut-être des gamétocystes, mais dont il n'a pas vu les zoïdes copuler. Néanmoins, on ne saurait considérer que le problème des *Petalonia* (et des autres Scytosiphonales) est résolu, car aucune numération chromosomique n'a été faite, et d'autre part KUCKUCK (1912) avait signalé une copulation entre les zoïdes provenant des zoïdocystes pluriloculaires des thalles délophycés du même *P. zosterifolia*.

D'autre part, il paraît probable que la néoténie ne suffit pas à expliquer tous les cas d'hétéromorphisme des générations. On a déjà vu qu'elle ne permet pas d'expliquer l'hétéroblastie des protonémas et des prothalles, pour laquelle il faut peut-être invoquer l'action d'une tendance évolutive conduisant du type ectocarpoïde au type myrionémoïde, ou inversement. De même, c'est sans doute une semblable tendance évolutive qui a conféré aux prothalles du *Sporochnus pedunculatus* leur structure arbusculaire (voir p. 186).

Enfin, on peut se demander pourquoi les gamétophytes sont les seuls à subir la réduction néoténique. Peut-être cela tient-il, en grande partie, au fait qu'ils sont haploïdes. Cependant cette explication n'est pas suffisante, car : a) chez diverses espèces on observe des pléthysmothalles qui, bien que diploïdes, ont l'organisation des prothalles, et ont donc subi la même réduction; b) chez le *Petalonia*, on vient de le voir, il y a peut-être des thalles diploïdes microscopi-

ques, fonctionnant tantôt comme gamétophytes et tantôt comme sporophytes; c) parmi les Phéophycées ectocarpoides ou myrionémoïdes, isogénératées et de très petite taille, il se peut qu'il existe des espèces issues de formes plus développées, chez lesquelles la réduction néoténique a marqué les sporophytes aussi bien que les gamétophytes; d) en dehors des Phéophycées, dans d'autres groupes d'Algues, par exemple chez les Acrosiphoniales, c'est le sporophyte diploïde qui est réduit, et non le gamétophyte haploïde.

D) REPRODUCTION DIRECTE DES THALLES ADÉLOPHYCÉS : LES PLÉTHYSMOTHALLES

On sait qu'en cultivant diverses Phéophycées, on peut obtenir des thalles adélophycés qui, au lieu de produire des frondes délophycées comme font les protonémas, ou des gamétocystes comme font les prothalles, donnent naissance à des sporocystes pluriloculaires, générateurs de spores directes, par lesquelles ils se reproduisent directement. Ces thalles adélophycés à reproduction directe sont ce que SAUVAGEAU (1932) a appelé des *pléthysmothalles*, en leur attribuant comme rôle dans la nature la conservation et la multiplication de l'espèce pendant la période de l'année défavorable au développement des plantes délophycées.

Les pléthysmothalles les mieux connus sont *diploïdes* : ce sont des *protonémas diploïdes* qui, au lieu d'engendrer des frondes sporophytiques, produisent des spores directes. Tout aussi classiques sont les pléthysmothalles *haploïdes* : chez les Hétérogénératées, ce sont des *prothalles* dont les zoogamètes sont parthénogénétiques et fonctionnent comme spores directes; chez les *Isogénératées*, s'il en existe, il s'agit de *protonémas haploïdes* ne produisant pas de frondes gamétophytiques.

1) Les *pléthysmothalles diploïdes* : néoténie et réduction de leurs possibilités de reproduction au seul mode asexué

En germant, les zoospores diploïdes produites par les thalles délophycés diploïdes, soit dans leurs zoïdocystes pluriloculaires, soit dans leurs zoïdocystes uniloculaires lorsque ceux-ci sont apoméiotiques, donnent naissance à des protonémas diploïdes qui, selon les espèces et les circonstances, peuvent se comporter de trois façons : a) ils peuvent engendrer des frondes délophycées diploïdes, et ce sont alors de *vrais protonémas*; b) ils peuvent se garnir de zoïdocystes pluriloculaires, d'où sortent des zoospores par lesquelles ils se reproduisent asexuellement, et ce sont alors de *vrais pléthysmo-*

thalles diploïdes; c) enfin, ils peuvent produire des zoïdocystes pluriloculaires et des frondes, et ce sont alors à la fois des pléthysmothalles, se multipliant directement et asexuellement, et de vrais protonémas.

On peut dire que lorsqu'ils produisent des zoïdocystes, cela résulte d'un phénomène de *néoténie* : les zoïdocystes sont en effet produits sur la partie protonémienne du thalle diploïde, qui correspond à la phase *infantile* de son développement, alors que normalement ils ne devraient se former que sur les frondes, correspondant à la phase *adulte*. Dans ce cas, on se trouve en présence de *pléthysmothalles adélophycés diploïdes* qui, par rapport aux thalles sporophytiques complets, encore actuellement existants, ont subi la même *réduction néoténique* que les prothalles par rapport aux thalles gamétophytiques complets du type ancestral.

En outre, l'aptitude à produire des zoïdocystes uniloculaires, siège de la méiose, a souvent disparu. Il y a eu ainsi *réduction des possibilités de reproduction au seul mode asexué*, assuré par des spores directes.

Ces données résultent, en premier lieu, des travaux de SAUVAGEAU, parmi lesquels nous citerons les suivants :

a) Chez le *Leathesia difformis* (SAUVAGEAU, 1925), sur les frondes délophycées, sans doute diploïdes, les zoïdocystes uniloculaires précèdent les zoïdocystes pluriloculaires. A partir des zoïdes provenant des uns et des autres, cet auteur a obtenu trois générations successives de vrais pléthysmothalles producteurs seulement de zoïdocystes pluriloculaires, non de frondes délophycées, et se reproduisant directement par les zoïdes de ces zoïdocystes. De plus, ces pléthysmothalles étaient en partie hétéroblastiques. Il suppose que des générations de pléthysmothalles se succèdent ainsi, dans la nature, pendant l'hiver, et qu'elles sont suivies de protonémas générateurs de frondes délophycées.

b) Chez le *Giraudya sphacelarioides* (SAUVAGEAU, 1927a), dont les frondes délophycées portent des zoïdocystes pluriloculaires de trois sortes, mais pas de zoïdocystes uniloculaires, il a de même obtenu, à partir des zoïdes de ces trois sortes, plusieurs générations successives de pléthysmothalles diploïdes et hétéroblastiques. La plupart ont été de vrais pléthysmothalles. Quelques-uns seulement ont, tardivement, fonctionné comme des protonémas, et engendré des frondes.

c) Chez le *Litosiphon laminariae* (SAUVAGEAU, 1929), dont les zoïdocystes pluriloculaires précèdent les zoïdocystes uniloculaires, les résultats ont été plus variés : les zoïdes des zoïdo-

cystes pluriloculaires, au début de la saison ont engendré de vrais protonémas producteurs de frondes dressées. Ceux des zoïdocystes uniloculaires ont produit des pléthysmothalles à zoïdocystes pluriloculaires, qui se sont multipliés pendant plusieurs générations. Enfin, ceux des zoïdocystes pluriloculaires de fin de saison ont donné naissance à des pléthysmothalles à zoïdocystes pluriloculaires et uniloculaires; les zoïdes des uns comme des autres ont redonné des pléthysmothalles de même type.

d) Chez le *Punctaria latifolia* Grev. (SAUVAGEAU, 1929), qui porte au même moment de l'année des zoïdocystes uniloculaires et des zoïdocystes pluriloculaires, soit en mélange, soit sur des individus séparés, les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires ont donné une génération à la fois pléthysmothallienne (à zoïdocystes pluriloculaires) et protonémienne (productrice de frondes). Ensuite, à partir des zoïdes de cette génération ont été obtenues cinq générations successives de vrais pléthysmothalles, à zoïdocystes pluriloculaires, se reproduisant directement et asexuellement.

Depuis, d'autres auteurs, travaillant sur différentes espèces, ont obtenu des résultats analogues. Ainsi, chez le *Scytosiphon lomentaria*, à Heligoland, DAMMANN (1930) signale la formation de quatre générations successives de pléthysmothalles vrais, à partir des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires du thalle délophycé. Chez le *Pylaiella littoralis* ce même auteur a observé un développement plus curieux : les zoïdes des zoïdocystes uniloculaires lui ont donné, en culture et une seule fois, des germinations porteuses à la fois de zoïdocystes pluriloculaires et de zoïdocystes uniloculaires. Elle estime que les zoïdocystes uniloculaires dont elle était partie étaient apoméiotiques, et que les germinations obtenues étaient, en conséquence, des pléthysmothalles diploïdes.

Dans nos propres cultures, seuls le *Sauvageaugloia chordariaeformis* et le *Petalonia fascia* ont produit des thalles pléthysmothalliques prostrés, diploïdes :

a) Ceux du *Sauvageaugloia* ont été obtenus à partir des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires de la plante délophycée (nous n'avons pas réussi à mettre en culture ceux des zoïdocystes uniloculaires). Ils étaient constitués par des thalles adélophycés, à la fois filamenteux et pseudo-discoïdes, fonctionnant comme pléthysmothalles, en produisant des zoïdocystes pluriloculaires, et comme protonémas générateurs de frondes cladomiennes (uni- ou pluriaxiales). Leurs zoïdocystes pluriloculaires étaient identiques à ceux des plantes-mères.

Cette Algue nous a permis, d'autre part, deux observations intéressantes, confirmant celles que nous avons pu faire dans ses

stations naturelles. D'abord, les frondes ainsi obtenues en culture tout au début de la saison ont parfois produit des zoïdocystes uniloculaires, tandis que celles qui se sont développées en fin de saison n'ont porté que des zoïdocystes pluriloculaires. Il y a donc un *cycle saisonnier* qui commande l'apparition des deux sortes d'organes reproducteurs, et ce cycle est peut-être comparable à celui qui a été décrit pour le *Pylaiella littoralis* et l'*Ectocarpus siliculosus* (voir p. 78). Ensuite, au cours de ce cycle, se manifeste une tendance à la suppression des zoïdocystes uniloculaires, qui ne se forment qu'en petit nombre, au profit des zoïdocystes pluriloculaires, au contraire abondants.

Si cette suppression était complète, les thalles délophycés ne produiraient plus que des zoïdocystes pluriloculaires, générateurs de spores directes. Bien que possédant des frondes cladomiennes, il y aurait donc eu chez eux, comme chez les vrais pléthysmothalles d'autres espèces, une réduction des possibilités de reproduction au seul mode *asexué*, sans méiose ni gamie. Ils seraient ainsi fonctionnellement comparables à des pléthysmothalles. Si l'on rappelle que le terme pléthysmothalle, étymologiquement, implique seulement une fonction d'active multiplication (πληθυσμός) par voie asexuée, on pourrait presque dire qu'ils seraient des pléthysmothalles non simplifiés morphologiquement par la néoténie (celle-ci ne se manifestant que par l'aptitude de la partie protonémienne à produire des zoïdocystes, mais n'empêchant pas la formation de frondes).

Il est possible que certaines Phéophycées, chez lesquelles on ne connaît qu'une reproduction asexuée, assurée par des zoïdocystes pluriloculaires, aient subi une semblable évolution. Par contre, chez d'autres espèces, ce sont les zoïdocystes pluriloculaires qui ont disparu : seuls les zoïdocystes uniloculaires ont été conservés.

b) Les individus pléthysmothalliques du *Petalonia fascia* ont été obtenus également à partir des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires (seuls connus) de la plante délophycée : eux aussi sont filamenteux (ectocarpoïdes) et pseudo-discoïdes, et fonctionnent à la fois comme pléthysmothalles diploïdes, à zoïdocystes pluriloculaires, et comme protonémas, générateurs de frondes délophycées. Mais leurs zoïdocystes ne sont pas identiques à ceux des frondes : ils sont plus grands, avec un plus grand nombre de logettes, ce qui les fait ressembler à ceux des *Punctaria*. En germant, leurs zoïdes se comportent comme ceux des frondes, produisant de nouveaux pléthysmothalles.

Rappelons ici que, chez cette même espèce, et chez l'espèce voisine *Petalonia zosterifolia*, P. DANGEARD (1963, p. 77) a lui aussi obtenu des pléthysmothalles, sans doute diploïdes, se multipliant grâce à des zoïdocystes à spores directes. Il les décrit comme des

« pléthysmothalles à branches chenillées », et il ajoute qu'ils « n'ont pas produit de plantules, du moins dans les quelques générations dont (il a) pu suivre le développement ».

2) *Les pléthysmothalles haploïdes, homologues à des prothalles : cas général et agamie*

La découverte de pléthysmothalles haploïdes, homologues à des prothalles, est due à SAUVAGEAU (1917), lorsqu'il trouva, chez le *Dictyosiphon foeniculaceus*, le premier exemple de Phéophycées à générations alternantes hétéromorphes. Il observe que chez cette espèce les zoospores de passage, produites par les thalles délophycés, qui sont des sporophytes, peuvent donner non pas de vrais prothalles, mais des pléthysmothalles qui, semblables morphologiquement à des prothalles, n'émettent pourtant pas de zoogamètes : ils donnent seulement des zoospores, par lesquelles ils se reproduisent directement, et on peut ainsi en obtenir asexuellement plusieurs générations successives.

D'autres auteurs, après lui, ont observé également des gamétophytes, prothalliens ou non, producteurs de spores directes au lieu de gamètes, et se multipliant ainsi asexuellement. Parmi les nombreuses Phéophycées étudiées, qui sont dans ce cas, nous citerons : *Pylaiella littoralis* (KNIGHT, 1923); *Stilophora rhizodes* (Ehrh.) J. Ag. (SAUVAGEAU, 1931; KYLIN, 1933); *Sphaerotrichia divaricata* (Ag.) Kylin (= *Nemacystus divaricatus*, HYGEN, 1934); *Spermatocnusus paradoxus* (Roth.) Kütz. (PAPENFUSS, 1935b); *Ectocarpus siliculosus* (PAPENFUSS, 1933, 1935a), etc. (voir KYLIN, 1933, p. 78-80, et FRITSCH, 1945, p. 130-131). KNIGHT (1923, 1929) a montré que le cycle nucléaire de telles Algues implique que leurs gamétophytes, même lorsqu'ils ne produisent que des zoospores directes, sont bien haploïdes, et que ces zoospores sont des zoogamètes parthénogénétiques. SAUVAGEAU (1932) a rangé les gamétophytes à gamètes parthénogénétiques, ainsi mis en évidence, dans la catégorie des pléthysmothalles parce que, comme les pléthysmothalles diploïdes, grâce à leurs spores directes, ils ont une activité multiplicatrice.

On remarquera ici que ces pléthysmothalles ne sont pas obligatoirement adélophycés, et donc prothalliens. Ainsi, chez *Ectocarpus siliculosus* on ne peut dire qu'ils sont prothalliens. Comme il a été rappelé déjà, à propos des pléthysmothalles diploïdes, étymologiquement le terme pléthysmothalle signifie seulement thalle servant à la multiplication de l'espèce. Ce sont deux phénomènes, en théorie distincts, qui peuvent marquer les gamétophytes haploïdes : d'une part la *parthénogenèse*, qui en fait des *pléthysmothalles*, comme nous venons de le voir, et d'autre part la *néoténie*, qui en

fait des *prothalles*, comme on l'a vu plus haut. Ce sont donc, si l'on veut, des *pléthysmothalles prothalliens*.

De tels *pléthysmothalles prothalliens* se sont développés dans nos cultures du *Sauvageaugloia griffithsiana*, du *Striaria attenuata* et du *Stictyosiphon adriaticus*, et on a vu que leur étude nous a conduite à la mise en évidence d'un autre phénomène, d'ailleurs lié à celui de la parthénogénèse : l'intervention d'un facteur d'« impuberté » d'origine interne, héréditaire. Sous l'effet de ce facteur, les zoïdes des *pléthysmothalles* haploïdes sont incapables de copuler, mais par contre ils peuvent germer pathénogénétiquement. D'autre part, en germant ils transmettent ce facteur d'« impuberté » aux nouveaux thalles *prothalliens* qu'ils engendrent, et en conséquence ceux-ci ne produisent que des zoïdes « impubères », par lesquels ils peuvent ainsi se multiplier apogamiquement.

L'apparition de l'agamie s'est toujours faite de la même façon : les zoïdes méiotiques émis par les sporophytes fonctionnent comme spores de passage, engendrant des *prothalles* haploïdes, producteurs de zoogamètes; de ceux-ci, certains sont « pubères » et copulent en formant ainsi des zygotes générateurs de sporophytes; d'autres au contraire, que jusqu'à présent nous n'avons pu distinguer ni par leur aspect ni par leur origine, sont frappés d'« impuberté » et, sans copuler, donnent naissance à de vrais *pléthysmothalles*.

La structure des *pléthysmothalles*, chez les trois espèces étudiées, a été celle des *prothalles*, de sorte que nous avons pu dire qu'il s'agissait de *prothalles* « latents », incapables provisoirement de transmettre les facteurs d'une activité sexuelle à leurs zoïdes.

La levée de l'« impuberté » des zoïdes n'a été observée que chez le *Stictyosiphon adriaticus*, mais sans que nous ayons pu en déterminer le mécanisme ou les raisons. Chez le *Sauvageaugloia* et le *Striaria*, nos cultures nous ont montré une succession de *pléthysmothalles* haploïdes se reproduisant par voie asexuée. Chez le *Stictyosiphon* (voir p. 176), après tout un hiver pendant lequel les *pléthysmothalles* s'étaient multipliés asexuellement, nous avons vu apparaître des *prothalles* véritables, générateurs de zoogamètes sexuels, qui ont copulé.

Nous avons noté à ce sujet que des facteurs climatiques ont pu alors jouer un rôle. Il se peut que l'impuberté et sa levée soient conditionnées, non seulement par un facteur interne, héréditaire, mais en même temps, ou en plus, par des facteurs externes, influençant ce facteur interne et capables de le modifier, ou d'en modifier les effets. Ainsi peuvent intervenir, peut-être, diverses conditions écologiques, telles que la lumière, la température, l'alternance des saisons et aussi l'âge des cultures. Les conditions favorables pour un comportement sexuel normal doivent varier selon les espèces.

et il se peut qu'elles ne soient que rarement réalisées dans les cultures d'Algues, telles qu'on les pratique aujourd'hui. KNIGHT (1931), soulignant le caractère fondamental du cycle nucléaire, chez les Algues qui possèdent un cycle sexuel, avait déjà supposé que le nombre de générations pléthysmothalliques intervenant entre la méiose et la gamie est commandé par « a complex of factors of which hereditary trends and existing external environment are both components ». SAUVAGEAU (1915) avait noté, dans le cycle de reproduction du *Saccorhiza bulbosa*, l'apparition tardive de prothalles fonctionnels. SUNDENE (1962), à propos de ses cultures du *Chorda tomentosa* Lynghbye, signale aussi que certains prothalles sont devenus fertiles très tard, et entre autres facteurs assurant leur fertilité, il invoque leur âge. De même, c'est tardivement que dans nos cultures du *Stictyosiphon adriaticus* de vrais prothalles ont succédé à des pléthysmothalles, comme si la levée de l'impuberté pouvait tenir, au moins en partie, à des phénomènes de vieillissement, nécessaires à leur maturation.

3) Les pléthysmothalles haploïdes du *Sporochnus pedunculatus*

Le cas du *Sporochnus pedunculatus* est beaucoup plus curieux (voir p. 195).

Nous en proposons, mais de façon purement hypothétique pour le moment, l'interprétation suivante :

Les prothalles produisent des oogones, des anthérozoïdes et, en fin de saison, des « pseudo-anthérozoïdes », ceux-ci issus de zoïdocystes uniloculaires, et très semblables aux anthérozoïdes véritables, bien que légèrement plus grands.

Les « pseudo-anthérozoïdes » engendreraient des pléthysmothalles nains, filamenteux et ramifiés, souvent développés sur les prothalles. Leur comportement rappellerait ainsi celui des anthérozoïdes de l'*Arthrocladia villosa* (Huds.) Duby qui, selon SAUVAGEAU (1931, p. 108), sont capables de germer en produisant, eux aussi, des thalles nains, filamenteux et ramifiés.

Les zoïdes émis par ces pléthysmothalles produiraient les thalles filamenteux non ramifiés que nous avons souvent vu se développer en épiphytes sur l'enveloppe même de l'oogone ou des cellules sous-jacentes.

Ces thalles filamenteux, à leur tour, produiraient des anthérozoïdes féconds. De la sorte, ils seraient comparables aux thalles mâles nains des *Oedogonium* nannandres, eux aussi portés par les oogones ou les cellules sous-oogoniales, et producteurs d'anthérozoïdes féconds.

Ainsi, les oogones du *Sporochnus* pourraient être fécondés, au début de la saison, par des anthérozoïdes émis directement par les prothalles, et en fin de saison par ceux des thalles filamenteux nains dont il vient d'être question. Mais ce problème devra être repris.

E) INDÉTERMINATION ONTOGÉNIQUE, NÉOTÉNIE, AGAMIE ET ÉVOLUTION

En définitive, l'étude que nous avons pu faire de la reproduction et des cycles de quelques Phéophycées nous a conduite à un certain nombre de constatations qui nous semblent intéressantes du point de vue, non seulement de la Phycologie, mais aussi de la *Biologie générale*.

1) D'abord, nos observations confirment que chez nombre de Phéosporées, et notamment parmi celles qu'on peut tenir pour les moins évoluées, il y a une *certaine indétermination ontogénique en ce qui concerne la destinée des zoïdes et le cycle sexué*. En effet, de façon au moins en apparence aléatoire, les zoïdes méiotiques produits par les thalles diploïdes, dans leurs zoïdocystes uniloculaires, peuvent fonctionner, soit comme spores de passage, soit comme gamètes. De même, les zoïdes émis par les gamétophytes (= les prothalles) peuvent fonctionner, soit comme gamètes, soit comme simples zoospores (ils sont alors parthénogénétiques).

Cette *indétermination* rend également *indéterminée* la nature des thalles diploïdes, qui ne sont plus de simples sporophytes, ou de simples gamétophytes, mais à la fois des sporophytes et des gamétophytes.

Comme ces divers phénomènes d'*indétermination ontogénique* s'observent surtout chez des Phéophycées par ailleurs encore peu évoluées, on peut penser qu'ils caractérisent un stade *primitif* de l'évolution, qui aurait conduit d'une indétermination ancestrale à la détermination ontogénique observable, par exemple, chez les Dictyotales et les Fucales.

2) En second lieu, il nous a paru que *la façon la plus simple, et sans doute la meilleure, d'expliquer la réduction morphologique des gamétophytes des Hétérogénérées à des prothalles, et aussi celle des divers pléthysmothalles, est de faire intervenir la notion de néoténie*. Un thalle complet comprend un protonéma, correspondant au stade juvénile de son développement, et des frondes délophycées, correspondant au stade adulte. Les prothalles et pléthysmothalles sont d'ordinaire réduits au seul protonéma, porteur de zoïdocystes, et ainsi la fertilité se manifeste dès les premiers stades de la croissance.

L'étude des pléthysmothalles diploïdes nous a de plus démontré

que l'évolution néoténique a joué en deux temps. Il y a eu d'abord apparition prématurée de la fertilité, dès le stade protonémien, sans que cela empêche le développement des frondes, et ensuite suppression de ce développement, donc réduction au seul protonéma. Chez les espèces dont l'évolution n'a pas dépassé le premier temps, les protonémas diploïdes fonctionnent, à la fois ou successivement, comme pléthysmothalles (producteurs de spores directes) et comme vrais protonémas (producteurs de frondes).

L'appel à la notion de néoténie paraît justifié par deux sortes de constatations :

a) chez le *Sauvageaugloia griffithsiana*, dans nos cultures, les prothalles n'ont pas toujours été réduits à leur partie protonémienne. Dans certains cas, ils ont produit des rudiments de frondes. Ils sont donc virtuellement aptes à engendrer celles-ci, mais pour des raisons encore mal connues, il y a inhibition de cette aptitude. Si nous l'avons vue cependant parfois se manifester, c'est peut-être parce que les conditions réalisées dans nos cultures levaient partiellement cette inhibition.

b) chez certaines espèces, divers auteurs ont au contraire noté une réduction au stade juvénile, prématurément fertile, donc une néoténie marquant des thalles qui, normalement auraient dû se développer complètement. Cultivant le *Cutleria multifida*, en partant des zoospores de son *Aglaozonia*, KUCKUK (1894, p. 251), puis CHURCH (1898), p. 89) ont obtenu parfois des gamétophytes fertiles ectocarpoïdes, donc extrêmement réduits par rapport à ceux du type normal. De même, PASCHER (1918, p. 248) a observé le développement précoce de sporocystes uniloculaires sur des thalles embryonnaires diploïdes de *Laminaria saccharina* (L.) Lamour., parfois réduits à un filament formé seulement de deux à huit cellules, et donc aussi peu développés que les prothalles de la même espèce.

Dans le cas des prothalles, la néoténie pourrait être conditionnée en partie par l'haploïdie, mais celle-ci ne suffit pas à l'expliquer, puisque les gamétophytes des Isogénératées, eux aussi haploïdes, ne sont pas néoténiques, et que par contre les pléthysmothalles diploïdes le sont.

D'autre part, la néoténie ne suffit pas à expliquer la structure de tous les prothalles et pléthysmothalles. L'interprétation de ceux qui sont myrionémoïdes, et des prothalles arbusculaires — notamment chez *Sporochnus pedunculatus* —, semble nécessiter l'hypothèse d'une évolution se superposant à la néoténie.

Enfin, chez certaines espèces, notamment chez les Striariacées, un phénomène inverse, celui d'une accélération du développement (= *tachygenèse*), qui tend au contraire à faire disparaître la partie protonémienne en la réduisant à l'embryospore, s'oppose à la néoténie qui réduit certains thalles à leur partie protonémienne.

3) *L'agamie héréditaire que nous avons constatée chez les pléthymothalles haploïdes est également remarquable : ceux-ci naissent de zoogamètes à la fois impubères (incapables de copuler) et parthénogénétiques (ils germent sans copulation préalable); ils sont dominés par un facteur d'impuberté qu'ils transmettent aux zoogamètes qu'à leur tour ils produisent, assurant ainsi leur reproduction asexuée pendant des générations successives.*

Cependant, le *facteur d'impuberté* en question ne doit pas être seul en jeu, car dans un cas, celui du *Stictyosiphon adriaticus*, nous avons assisté à une *levée de l'inhibition* qu'il entraîne, probablement liée aux conditions auxquelles avaient été soumises nos cultures. Il y aurait donc possibilité d'interactions entre le facteur interne d'impuberté et des facteurs externes, provenant du milieu.

Le *vieillessement* des cultures peut aussi intervenir, sans doute parce qu'il consiste en une modification intime de la matière vivante, favorable peut-être à une indispensable *maturation*.

D'autre part, les générations de pléthysmothalles agames observées chez diverses Phéophycées peuvent être comparées aux générations agames de certains animaux, tout spécialement de certains Insectes.

Parmi ces derniers, le *Macrosiphum rosae*, ou Puceron du Rosier, présente une alternance régulière, annuelle, entre plusieurs générations agames et une génération sexuée. L'œuf fécondé à l'automne engendre au printemps suivant, par l'intermédiaire d'une femelle *fondatrice*, plusieurs générations agames (A) qui se succèdent jusqu'à la fin de la belle saison où sont engendrés alors des sexués (S) producteurs de l'œuf fécondé qui n'éclore qu'au printemps. Cela donne :



D'autre part, on remarquera que le phénomène d'impuberté des zoïdes peut être comparé à celui de sexualité relative des zoogamètes, décrit chez l'*Ectocarpus siliculosus*, étudié à Naples par HARTMANN (1925, 1931, 1934, 1937), puis chez les Chlorophycées par MOEWUS (1933, 1938). La sexualité relative suppose en effet des degrés de puberté, celle-ci pouvant être masculine forte ou masculine faible, féminine faible ou féminine forte.

4) L'étude des divers types de pléthysmothalles nous a permis de constater qu'il peut se manifester chez certaines espèces de Phéophycées un mécanisme inhibant, du moins temporairement, la possibilité d'une reproduction sexuée.

Ce mécanisme se manifeste nettement dans le cas des pléthysmothalles haploïdes agames, dont le retour à la reproduction sexuée exige une levée de l'impuberté de leurs zoïdes, et ceci dans des conditions qui demeurent difficiles à déterminer. Mais il se manifeste aussi parfois dans le cas des thalles délophycés, et cela de deux façons : 1) comme le *Petalonia fascia*, certaines espèces peuvent, du moins en certaines contrées, n'être plus représentées que par des thalles diploïdes, se reproduisant asexuellement, parce qu'ils ont perdu l'aptitude à produire des zoïdocystes uniloculaires où se déroulerait la méiose, et qu'il ne portent plus que des zoïdocystes pluriloculaires formant des spores directes; 2) d'autres espèces, par exemple le *Striaria attenuata*, en Suède, selon KYLIN, ne sont également représentées que par des thalles diploïdes, mais au contraire producteurs uniquement de zoïdocystes uniloculaires, leur agamie provenant de ce que dans ceux-ci il y a apoméiose.

Sauf dans ce dernier cas, la disparition de la reproduction sexuée suppose celle des zoïdocystes uniloculaires. Mais il existe aussi la tendance inverse, par laquelle d'autres espèces ont perdu l'aptitude à produire des zoïdocystes pluriloculaires, de sorte que leurs thalles diploïdes ne portent plus que des zoïdocystes uniloculaires.

5) Finalement, il semble que l'évolution des Phéophycées ait été souvent régressive, cela signifiant d'ailleurs, non pas véritablement une régression, mais la perte ou la virtualisation de certaines potentialités. Ainsi :

a) S'il y a eu primitivement à la fois un cycle digénétique et un cycle monogénétique diplophasique, c'est la perte d'un de ceux-ci qui a donné les espèces purement digénétiques, ou purement monogénétiques.

b) Si au contraire il y a eu primitivement seulement un cycle digénétique, c'est la perte, dans certains cas, de la phase gamétophytique qui a donné les espèces possédant à la fois les deux cycles;

quand cette perte est devenue constante, cela a conduit aux espèces purement monogénétiques.

c) Si les zoïdes haploïdes pouvaient tous fonctionner, primitivement, aussi bien comme gamètes que comme spores, ceux qui actuellement ne sont que des gamètes ont perdu leurs aptitudes de spores, tandis que ceux qui ne sont que des spores ont perdu leurs aptitudes de gamètes.

d) Les prothalles et les pléthysmothalles adélophycés ont perdu l'aptitude à produire des frondes délophycées.

e) Les prothalles impubères ne montrent plus d'aptitude à produire des gamètes capables de copuler, comme s'ils avaient perdu cette aptitude, temporairement tout au moins. Dans leur cas, comme dans celui des pléthysmothalles diploïdes, et dans celui des espèces à thalles diploïdes apoméiotiques, ou dépourvus de zoïdocystes uniloculaires, se manifeste *en apparence* une tendance à la perte de la reproduction sexuée.

L'idée que de telles évolutions régressives se sont produites chez les Phéophycées a été déjà souvent admise par les Algologues. Elle l'est par tous ceux qui pensent que, primitivement, il y a eu un cycle digénétique, accompagné ou non d'un cycle monogénétique diplophasique. Elle l'est, notamment, par SAUVAGEAU (1932), à propos des deux sortes de zoïdocystes : « Quand l'une ou l'autre sorte manque, bien que l'une et l'autre existent chez les espèces voisines, c'est vraisemblablement parce que celle qui manque a disparu dans la suite des temps ».

Toutefois, on doit remarquer que les potentialités qui ne se manifestent plus peuvent n'avoir pas totalement disparu. Dans certains cas, elles n'ont été perdues que par une partie des thalles : ainsi chez l'*Adenocystis utricularis*, selon NAYLOR (1955), les frondes délophycées ne produisent plus de zoïdocystes pluriloculaires, tandis que les protonémas filamenteux peuvent encore en engendrer. D'autres fois, les potentialités ne sont que virtualisées de sorte que dans certaines conditions de milieu, ou même sous l'effet d'un certain vieillissement des thalles, on peut les voir réapparaître. C'est sans doute la raison pour laquelle les prothalles du *Sauvageaugloia griffithsiana* peuvent encore parfois engendrer des rudiments de frondes cladomiennes. C'est peut-être aussi l'explication des résultats de KORNMAN (1962) qui a obtenu, dans ses cultures, une forme hivernale naine, mais non pléthysmothallique, du *Chordaria flagelliformis*, porteuse de zoïdocystes pluriloculaires inconnus sur les thalles délophycés. Inversement d'ailleurs, le milieu peut inhiber certaines aptitudes qui se manifestent dans des conditions normales. C'est vraisemblablement pourquoi KUCKUCK (1894) et CHURCH (1898) ont obtenu des gamétophytes de *Cutleria multifida* réduits à un

thalle ectocarpoïde et PASCHER (1918) des sporophytes fertiles de *Laminaria* réduits à quelques cellules.

Ces divers phénomènes peuvent conduire à l'apparition d'espèces nouvelles. Comme l'écrit SAUVAGEAU (1928, p. 264), « il y aurait lieu de rechercher si, parmi les espèces de petite taille qui ont été décrites, certaines ne seraient pas seulement un état adélophycé », c'est-à-dire la forme adélophycée d'espèces délophycées identifiées sous d'autres noms. C'est peut-être le cas du *Streblonema effusum* Kylin que JAASUND (1957), après avoir observé toutes les étapes de son développement, assimile au stade rampant, endophyte dans un *Ceramium*, du *Desmotrichum undulatum* (J. Ag.) Reinke.

D'une façon plus poussée, on peut même se demander si certaines des espèces sans reproduction sexuée connue ne dérivent pas d'autres espèces, où elle existait de façon normale. Une comparaison avec l'Hyménoptère Cynipide, l'*Andricus quadrilineatus* Hartig, permettra de comprendre, par analogie, ce qui a pu se passer. Il semble que cet Insecte puisse se reproduire indéfiniment par voie asexuée, sous la forme de femelles agames qui vivent deux ans, d'abord dans des galles, puis à l'état adulte, et finalement pondent des œufs parthénogénétiques. Mais FOLLIOT (1964, p. 511) vient de montrer que certains de ces œufs peuvent donner des individus sexués identiques à ceux de l'espèce déjà connue *Andricus kiefferi* Pigeot, avec toutefois cette particularité qu'il n'a pu obtenir la reproduction de ces individus, de sorte que ceux-ci ne sont peut-être plus fonctionnels. Ainsi, l'*Andricus quadrilineatus* pourrait être une espèce agame dérivée de l'espèce ancestralement sexuée *Andricus kiefferi*.

On conçoit que, par des voies analogues, se soient créées des espèces asexuées de Phéophycées, en apparence autonomes.

CONCLUSIONS

— deux Chordariales	<i>Sauvageaugloia griffithsiana</i> , <i>Sauvageaugloia chordariaeformis</i> ,
— une Scytosiphonale	<i>Petalonia fascia</i>
— deux Dictyosiphonales . . .	<i>Striaria attenuata</i>
— une Sporochneale	<i>Sporochnus pedunculatus</i> .

Les principaux résultats obtenus peuvent être résumés ainsi :

1) Les alternances de générations

1. Un cycle *digénétique*, avec alternance régulière de *gamétophytes haploïdes* et de *sporophytes diploïdes*, a été observé chez :

— *Sauvageauglia griffithsiana*, *Striaria attenuata* et *Stictyosiphon adriaticus*, où les gamétophytes haploïdes produisent des zoogamètes dans des zoïdocystes pluriloculaires, et les sporophytes diploïdes des zoosporos de passage, après méiose, dans les zoïdocystes uniloculaires;

— *Sporochnus pedunculatus*, où les gamétophytes haploïdes produisent des oosphères dans des oogones, et des anthérozoïdes

dans des gamétocystes mâles, et les sporohytes diploïdes, après méiose, des zoospores de passage dans des zoïdocystes uniloculaires. Le cycle de ces espèces est *hétéromorphe* (sporophytes délophycés; gamétophytes adélophycés, réduits à des prothalles).

2. Un cycle purement *monogénétique*, dans lequel tous les thalles sont des *gamétophytes diploïdes* produisant, dans des zoïdocystes uniloculaires et avec méiose, des zoogamètes, lesquels en copulant donnent des zygotes générateurs de nouveaux thalles diploïdes gamétophytiques, est très probable chez *Sauvageaugloia chordariaeformis*, espèce que toutefois nous ne sommes pas arrivée à étudier complètement. Nous avons admis que ses zoïdocystes uniloculaires émettent des zoogamètes, donc que son cycle est en partie monogénétique, mais sans le prouver, et il reste peut-être possible que ses zoïdes soient, du moins parfois, des zoospores de passage, impliquant un cycle au contraire digénétique.

3. La coexistence d'un cycle *digénétique* et *hétéromorphe* et d'un cycle monogénétique a été démontrée chez *Striaria attenuata*, espèce chez laquelle les thalles délophycés sont diploïdes et produisent dans des zoïdocystes uniloculaires, et avec méiose, des zoïdes fonctionnant :

— les uns comme des *zoogamètes*, d'où un cycle monogénétique (en copulant, ils donnent des zygotes générateurs de nouveaux thalles délophycés diploïdes);

— les autres comme des *zoospores de passage*, d'où un cycle *digénétique hétéromorphe* (elles engendrent des gamétophytes adélophycés ou prothalles, producteurs de zoogamètes et, par ceux-ci, de zygotes générateurs de nouveaux thalles délophycés diploïdes).

Le cas de cette espèce où coexistent deux cycles est particulièrement remarquable (voir schéma figure 9, p. 151). Les travaux de KNIGHT sur le *Pylaiella littoralis* (1923) et l'*Ectocarpus siliculosus* (1929) complétés, pour cette dernière espèce, par ceux de PAPENFUSS (1933, 1935), permettaient de supposer une pareille coexistence chez ces deux Ectocarpacées. Cela avait été admis par certains auteurs (CHADEFAUD, 1952, 1960; FRITSCH, 1945; FELDMANN, 1963) mais au contraire considéré comme probablement impossible par d'autres (DAMMANN, 1930; KYLIN, 1933; PAPENFUSS, 1933). Nos observations et nos cultures, parallèlement à celles, toutes récentes, de LOISEAUX sur le *Myrionema feldmannii* (1964), ajoutées à celles d'un certain nombre d'auteurs (HYGEN, 1934; ABE, 1935; KNIGHT, BLACKLER et PARKE, 1935) prouvent, d'une façon qui nous paraît incontestable, que cette coexistence peut se produire chez certaines espèces, si curieux que cela puisse paraître.

Rappelons ici que, selon CHADEFAUD (1952), c'est peut-être fondamentalement que coexistent chez les Phéophycées un cycle mono-

génétique à thalles diploïdes et un cycle digénétique. Ensuite, l'évolution aurait supprimé la possibilité du cycle monogénétique chez la plupart des espèces et celle du cycle digénétique chez d'autres (surtout les Fuciales).

Notons, en outre, que les thalles délophycés diploïdes du *Striaria*, et plus généralement les thalles diploïdes des espèces ayant pareillement à la fois un cycle monogénétique et un cycle digénétique, sont à la fois des *gamétophytes diploïdes* (dans le cycle monogénétique) et des *sporophytes* (dans le cycle digénétique).

2) Les alternances de phases cytologiques

Les cycles sexuels qui viennent d'être rappelés s'accompagnent du cycle nucléaire usuel. En effet, nous avons observé, avec des résultats plus ou moins complets, un cycle *diplohaplophasique*, avec *alternance régulière* entre un *haplonte* (gamétophyte) et un *diplonte* (sporophyte), la méiose ayant lieu dans les cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires, chez les espèces suivantes, toutes digénétiques :

— *Sauvageaugloia griffithsiana* : $n = 10$ chromosomes et $2n = 20$ chromosomes environ;

— *Striaria attenuata* : $n = 10$ chromosomes et $2n = 20$ chromosomes environ;

— *Stictyosiphon adriaticus* : $n = 13$ chromosomes et $2n = 26$ chromosomes;

— *Nereia filiformis* : $n = 20$ chromosomes et $2n = 40$ chromosomes.

— *Sporochnus pedunculatus* qui, étudié par MAGNE (1953), possède $n = 20$ chromosomes (comptés en fin de prophase hétérotypique) et $2n = 40$ chromosomes.

B) REPRODUCTION DIRECTE, ASEXUÉE

1. Au cycle *sexué*, s'ajoute une *reproduction directe, asexuée*, assurée par des zoïdes issus :

a) de zoïdocystes *pluriloculaires*, assurant la multiplication des thalles *diploïdes*, chez *Sauvageaugloia chordariaeformis*, dont le protonéma et les frondes des thalles délophycés portent de tels zoïdocystes;

b) de zoïdocystes *pluriloculaires* assurant la multiplication des thalles haploïdes, chez *Sauvageaugloia griffithsiana*, *Striaria attenuata* et *Stictyosiphon adriaticus*, espèces chez lesquelles nous avons

observé que les zoïdocystes pluriloculaires des gamétophytes adélophycés, c'est-à-dire des prothalles, produisent des zoïdes dont les uns fonctionnent comme gamètes (d'où le cycle digénétique décrit plus haut) et les autres comme spores directes. Ces derniers assurent la reproduction directe des prothalles, mais toutefois avec des particularités importantes, que nous rappellerons plus loin (prothalles agames = pléthysmothalles haploïdes);

c) de zoïdocystes uniloculaires d'un type particulier, chez *Sporochnus pedunculatus*. Ces zoïdocystes sont produits par les prothalles. Leurs zoïdes, qui sont des « pseudo-anthérozoïdes », engendrent des thalles filamenteux nains, porteurs de zoïdocystes analogues, dont les zoïdes sont peut-être générateurs des *microthalles* qu'on peut observer, en fin de saison, sur les oogones ou les cellules sous-jacentes à ceux-ci. A leur tour, ces *microthalles* sont peut-être producteurs d'anthérozoïdes fécondants (voir p. 196).

Nous avons comparé les thalles filamenteux nains et les *microthalles* à des pléthysmothalles, mais de type spécial.

2. Une reproduction directe, asexuée, est le seul mode connu de reproduction, en Europe, chez :

a) *Petalonia fascia*, dont on ne connaît jusqu'à présent que des zoïdocystes pluriloculaires, producteurs de zoospores directes, qui engendrent des protonémas porteurs de nouveaux thalles dressés. Il en va toutefois autrement au Japon où cette espèce manifeste, d'après KUNIEDA et ARASAKI (1947), une alternance isomorphe entre des sporophytes producteurs de spores de passage et des gamétophytes dont les zoïdes copulent;

b) *Striaria attenuata*, sur les côtes de Suède, où cette algue, selon KYLIN (1934), ne possède pas les cycles sexués que nous lui avons trouvés en France : elle n'y existe qu'à l'état diploïde et délophycé et n'y produit que des sporocystes uniloculaires, générateurs de zoïdes qui sont probablement des spores directes. Avec cet auteur, on peut penser que, par un phénomène d'*apoméiose*, ces zoïdes se forment sans réduction chromatique, et sont donc diploïdes, ce qui leur permet d'engendrer directement de nouveaux thalles diploïdes. Mais cela n'a pas été démontré.

C) PHÉNOMÈNES D'INDÉTERMINATION ET D'AGAMIE DANS LA REPRODUCTION ET LE CYCLE DES PHÉOPHYCÉES-PHÉOSPORÉES

1. D'après ce qui précède, on voit que la nature des thalles et la destinée des zoïdes ne sont pas toujours déterminées. Ainsi :

a) il y a indétermination en ce qui concerne la nature des

thalles diploïdes délophycés du *Striaria attenuata*, qui se comportent tantôt comme des *gamétophytes diploïdes* (dans le cycle monogénétique de cette Algue) et tantôt comme des sporophytes (dans son cycle digénétique; voir ci-dessus);

b) il y a également *indétermination*, mais en ce qui concerne la *destinée des zoïdes*, dans les cas suivants :

— *Striaria attenuata* : zoïdes des zoïdocystes uniloculaires de la plante diploïde délophycée, fonctionnant soit comme *gamètes* (d'où le cycle monogénétique), soit comme *spores de passage* (d'où le cycle digénétique);

— *Sauvageaugloia griffithsiana*, *Striaria attenuata* et *Stictyosiphon adriaticus* : zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires des prothalles fonctionnant soit comme *gamètes* (ce qui boucle le cycle digénétique), soit comme *spores directes* (engendrant de nouveaux prothalles, qui sont en réalité des pléthysmothalles diploïdes; voir plus haut);

— *Sporochnus pedunculatus* : zoïdes d'apparence semblable à des anthérozoïdes, prenant naissance dans les zoïdocystes uniloculaires d'un type spécial, des prothalles haploïdes, décrits ci-dessus.

2. Néanmoins, *en ce qui concerne la destinée des zoïdes, l'indétermination peut être plus apparente que réelle*, car elle peut tenir à des phénomènes de « *puberté* » et d'*impuberté* ».

En effet, nos observations nous conduisent à penser que, parmi les zoïdes émis par les zoïdocystes pluriloculaires des prothalles, chez *Sauvageaugloia griffithsiana*, *Striaria attenuata* et *Stictyosiphon adriaticus*, ceux qui fonctionnent comme gamètes sont « *pubères* », tandis que sont « *impubères* » ceux qui fonctionnent comme spores directes. Le terme « *impuberté* » signifie ici une inaptitude à la copulation, associée à l'aptitude à une germination parthénogénétique.

De même, les « pseudo-anthérozoïdes » du *Sporochnus* sont peut-être des anthérozoïdes « *impubères* », capables de germer (à la façon des androspores des *Oedogonium*), mais non de féconder les oosphères.

Bien qu'on observe sa transmission par les zoïdes aux thalles qu'ils engendrent, nous ignorons la nature du *facteur* qui conditionne l'*impuberté* : facteur inhibant celui de la *puberté* ou absence de ce dernier ?

Chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* et le *Striaria attenuata*, nos cultures ne nous ont pas permis d'observer un *retour à la gamie* : même après de nombreuses générations, les pléthysmothalles ne donnent encore que des zoïdes *impubères*. Mais chez le *Stictyosiphon*, nous avons au contraire observé ce retour : après de

nombreuses générations de pléthysmothalles, au bout d'un an et à la fin de l'hiver, il y a eu *levée de l'impuberté*, d'où l'apparition d'une génération de prothalles vrais, dont une partie des zoïdes ont copulé.

Ce retour à un état sexué indique peut-être qu'il y a des interactions entre les facteurs de puberté ou d'impuberté et d'autres facteurs, les uns internes (âge des cultures), les autres externes (conditions de milieu).

3. Quoi qu'il en soit, *les phénomènes d'indétermination que nous venons de rappeler nous apparaissent remarquables.*

Peut-être indiquent-ils qu'au début de l'évolution, la nature (sporophytique ou gamétophytique) des individus, et le comportement (comme gamètes ou comme spores) des zoïdes, étaient encore *aléatoires*. La détermination précise et définie des individus comme gamétophytes ou comme sporophytes, selon qu'ils sont haploïdes ou diploïdes, et des zoïdes comme spores ou comme gamètes, serait l'indice d'un stade évolué.

Les phénomènes de *puberté* et d'*impuberté* des zoïdes sont évidemment à rapprocher des phénomènes de *sexualité relative* (Voir HARTMANN, 1925, 1931, 1934, 1937).

Ces phénomènes pourraient traduire une certaine tendance à la disparition de la reproduction sexuée : en effet pendant une partie de l'année, la reproduction asexuée suffit à assurer la pérennité de l'espèce, et l'impuberté des zoïdes a pour conséquence l'apparition d'une sorte de *race pléthysmothallique agame*, peut-être capable, du moins chez certaines des espèces étudiées, de se multiplier par voie asexuée indéfiniment. Toutefois, il faut bien souligner que chez aucune de ces espèces la reproduction sexuée n'a réellement disparu, et que bien au contraire les cultures de Phéophycées, lorsqu'elles sont convenablement conduites, montrent qu'on la retrouve chez des espèces pour lesquelles on croyait qu'elle faisait défaut.

D) THALLES ADÉLOPHYCÉS : PROTONÉMAS, PROTHALLES, PLÉTHYSMOTHALLES; PHÉNOMÈNES DE NÉOTÉNIE ET DE QUIESCENCE CHEZ LES PHÉOPHYCÉES

Chez les espèces que nous avons étudiées, les thalles *délophycés* se composent, du moins en principe, d'un *protonéma rampant*, filamenteux et ramifié, et de *frondes dressées*, souvent cladomiennes, uni- ou pluriaxiales, engendrées par le *protonéma*. Sont *adélophycés* : les *protonémas*, avant le développement des frondes, les *prothalles* et les *pléthysmothalles*.

1) Nature « néoténique » des thalles adélophycés

Nos cultures du *Sauvageaugloia griffithsiana* nous ont montré, chez les thalles délophycés, une tendance à se réduire à leur partie protonémienne : normalement grandes et pluriaxiales, les frondes demeurent alors petites, parfois rudimentaires, et ne sont qu'uniaxiales. Si cette tendance s'accentuait, le thalle serait réduit au protonéma, donc à sa partie adélophycée. D'une façon générale, on peut penser que tous les thalles adélophycés des espèces étudiées dérivent, ancestralement, de thalles délophycés, par une semblable réduction. Ainsi, les espèces à gamétophytes réduits (= prothalles), auraient eu, ancestralement, des gamétophytes délophycés (FRITSCH, 1942a; FELDMANN, 1952; les prothalles équivaldraient aux protonémas de ceux-ci, devenus incapables de produire des frondes, mais par contre capables de se garnir de zoïdocystes.

Par une telle réduction, le thalle est devenu fertile sans dépasser le stade juvénile, puisque c'est sans produire les frondes caractéristiques de l'état adulte. Cette réduction est donc comparable à un phénomène de néoténie : les thalles adélophycés peuvent donc être considérés comme néoténiques.

Cependant nous avons noté que dans certains cas (prothalles myrionémoides; prothalles arbusculaires du *Sporochnus pedunculatus*) leur morphologie semble indiquer qu'une évolution secondaire s'est ajoutée à la néoténie.

2) Protonémas

Bien qu'essentiellement filamenteux, le protonéma des thalles délophycés peut former des pseudo-disques. Ainsi :

a) le protonéma du *Sauvageaugloia chordariaeformis* est un filament ramifié le long duquel, de place en place, des cellules se recloisonnent pour donner des pseudo-disques;

b) les protonémas du *Sauvageaugloia griffithsiana* et du *Striaria attenuata* peuvent se réduire entièrement à des pseudo-disques;

c) le protonéma du *Petalonia fascia* est d'abord un filament ramifié, ensuite il peut, soit demeurer purement filamenteux, soit produire des pseudo-disques qui se forment par des divisions intensives de ses cellules, en plusieurs points.

Quand les protonémas sont garnis de pseudo-disques, ce sont souvent ceux-ci qui engendrent les frondes, ainsi que nous l'avons observé chez *Sauvageaugloia chordariaeformis*.

En général, les protonémas ne sont pas fertiles. Pourtant, chez ce même *S. chordariaeformis* et chez *Petalonia fascia*, ils se garnissent de zoïdocystes pluriloculaires, semblables ou non à ceux des frondes.

3) *Prothalles*

Que les gamétophytes des Hétérogénératées aient été ancestralement délophycés, puis qu'ils soient devenus des prothalles par un phénomène de néoténie qui les a réduits à leur partie protonémienne, est démontré par le cas du *Sauvageaugloia griffithsiana*, chez lequel nous avons constaté la présence, dans nos cultures, de gamétophytes, les uns hétérotriches, composés d'une partie rampante, protonémienne, encore porteuse de frondes dressées mais uniaxiales et rudimentaires; les autres purement rampants, tout à fait réduits à leur partie protonémienne. Chez les premiers, la néoténie est incomplète, et par suite ils ne sont encore que sub-prothalliens. Chez les seconds, elle est au contraire complète, et ce sont de vrais prothalles.

4) *Pléthysmothalles diploïdes*

La notion de *pléthysmothalles*, aujourd'hui classique, est due à SAUVAGEAU (1932) : elle désigne des thalles adélophycés, producteurs de spores directes dans des sporocystes pluriloculaires, et qui, par celles-ci, assurent la conservation et la multiplication de l'espèce pendant les périodes de l'année défavorables au développement des thalles délophycés.

Certains *pléthysmothalles* sont *diploïdes* : on en a décrit chez nombre d'espèces. Ils proviennent des spores directes diploïdes, de thalles délophycés diploïdes. Au moins dans une partie des cas, ils sont organisés, plus ou moins exactement, comme la partie protonémienne de ces derniers, et sont donc néoténiques. Ils se multiplient par des spores directes; mais quand les conditions redeviennent favorables, celles-ci donnent de vrais protonémas, à partir desquels se développent de nouvelles plantes délophycées diploïdes.

Leur origine est illustrée par les observations que nous avons faites sur le *Sauvageaugloia chordariaeformis*, dont les thalles délophycés ont un protonéma déjà fertile : comme les frondes, celui-ci porte des zoïdocystes pluriloculaires, producteurs de spores directes. Ce protonéma se comporte alors comme un pléthysmothalle : par un phénomène de néoténie incomplète, il devient fertile, à un stade encore juvénile, mais ne perd pas l'aptitude à produire des frondes, elles aussi fertiles. Si cette aptitude était au contraire

perdue, on serait en présence d'un pléthysmothalle typique. C'est d'ailleurs parfois le cas de certains protonémas de cette espèce, pour lesquels la néoténie est alors exceptionnellement complète.

D'une façon analogue, les protonémas du *Petalonia fasciata* peuvent être fertiles comme des pléthysmothalles, et produire en même temps des frondes délophycées, elles aussi fertiles.

5) *Pléthysmothalles haploïdes*

Les pléthysmothalles du *Sauvageaugloia griffithsiana*, du *Stictyosiphon adriaticus* et du *Striaria attenuata* sont d'une autre nature : ce sont des prothalles nés de gamètes *impubères*, et par suite eux-mêmes *impubères*, c'est-à-dire incapables de produire autre chose que de nouveaux gamètes *impubères*, par lesquels ils se reproduisent directement (voir plus haut).

Comme les vrais prothalles, ils sont réduits par *néoténie* à leur partie protonémienne. On a vu, plus haut, qu'une *levée de l'impuberté*, que nous avons observée une seule fois, chez le *Stictyosiphon adriaticus*, peut leur faire reproduire, après un certain nombre de générations, des prothalles vrais, générateurs de gamètes aptes à copuler.

Les thalles filamenteux nains du *Sporochnus pedunculatus*, engendrés par les « pseudo-anthérozoïdes » qu'émettent les zoïdocystes uniloculaires des prothalles, sont aussi des sortes de pléthysmothalles haploïdes, mais d'un type très particulier, comme il a été dit plus haut, puisque leurs zoïdes produisent des microthalles peut-être générateurs d'anthérozoïdes féconds.

6) *Formes quiescentes des thalles adélophycés; leur dormance*

Enfin, nous avons observé que, dans certaines conditions, des formes adélophycées peuvent passer à l'état *quiescent* : leurs cellules s'emplissent de réserves, surtout lipidiques; elles épaississent leurs parois et, apparemment, s'enkystent; elles passent ainsi à l'état *dormant*. Quand les conditions redeviennent favorables (température, éclaircissement, rythme saisonnier ?) leur dormance est levée. C'est le cas de certains zygotes du *Sauvageaugloia griffithsiana* qui, formés à l'automne, ne commencent à germer qu'au printemps suivant; c'est aussi celui des prothalles à longs filaments dressés du *Stictyosiphon adriaticus*, qui se subsistent sous forme de pléthysmothalles enkystés durant les mois d'hiver, et qui reprennent, au printemps et sous une forme de prothalles réduits, leur activité de gamétophytes. C'est enfin le cas des protonémas du *Sauvageaugloia chordariaeformis*, qui peuvent passer presque une année à l'état

quiescent, puis se réveiller et produire des frondes dressées, en utilisant pour cela les réserves de leurs cellules, qui semblent ensuite dégénérer.

Les phénomènes dont nos recherches nous ont ainsi permis d'aborder l'étude ont, d'une part, un intérêt biologique évident puisqu'ils concernent certains aspects de la sexualité dans ses rapports avec l'ontogénie, et aussi certaines modalités de la sexualité chez les êtres vivants. Mais, d'autre part, ils ont un intérêt phyco-logique certain, car ils ont pu jouer un rôle dans l'évolution des Phéophycées. On peut en effet se demander si certaines de celles-ci, parmi les espèces de petite taille, qui sont purement ectocarpoïdes ou même discoïdes, ne proviennent pas d'ancêtres délophycés, par l'effet d'une néoténie qui aurait marqué leurs sporophytes comme leurs gamétophytes. Il se peut que parmi ces espèces, il en existe chez lesquelles la reproduction sexuée, non seulement n'a pas encore été observée, mais n'existe pas, et alors on peut supposer que, peut-être, elles se sont individualisées à partir de races pléthysmothalliques agames, d'ancêtres inconnus.

BIBLIOGRAPHIE

- ABE, K., 1935. Kopulation der Schwärmer aus unilokulären Sporangium von *Heterochordaria abietina*. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* (4), 10: 287-290.
- ABE, K., 1938. Entwicklung der Fortpflanzungsorgane und Keimungsgeschichte von *Desmarestia viridis* (Müll.) Lamour. *Sci. Rep. Tohoku Univ.* (4), 12: 475-482.
- ARESCHOUG, J.E., 1875. Observationes Phycologicae III. *Nova Acta Soc. Sci. upsal.* 3, 10 (1).
- BERTHOLD, G., 1881. Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. *Mitt. zool. Sta. Neapel*, 2: 401-413.
- CARAM, B., 1955. Sur l'alternance de générations chez *Chordaria flagelliformis*. *Bot. Tidsskr.*, 52: 18-36.
- CARAM, B., 1957. Sur la sexualité et le développement d'une Phéophycée : *Cylindrocarpus berkeleyi* (Grev.) Crouan. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 245: 440-443.
- CARAM, B., 1961. Sur l'alternance de générations et de phases cytologiques chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* (Grev.) Hamel. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 252: 594-596.
- CARAM, B., 1964. Sur la sexualité et l'alternance de générations d'une Phéophycée : le *Striaria attenuata*. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 259: 2495-2497.
- CHADEFAUD, M. 1935. Le cytoplasme des Algues vertes et des Algues brunes. Ses éléments figurés et ses inclusions. *Rev. algol.*, 8 (1-2): 1-286.
- CHADEFAUD, M., 1952. Sur le cycle sexuel des organismes eucaryotes et son évolution. *Rev. scient.*, 90: 49-57.
- CHADEFAUD, M., 1960. *Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie)*. In : CHADEFAUD, M., et EMBERGER, L. *Traité de Botanique Systématique*, 1, Paris, Masson, xv-1018 p.
- CHAPMAN, V.J., 1961. *The Algae*, London.
- CHRISTENSEN, T., 1962. *Alger*. In : BÖCHER, T., LANGE, M., and SØRENSEN, T. *Botanik*, Copenhagen, 2 (2), 1-178.
- CHURCH, A.H., 1898. The polymorphy of *Cutleria multifida* Grev. *Ann. Bot.*, 12: 75-109.
- CLINT, H.B., 1927. The life-history and cytology of *Sphacelaria bipinnata* Sauv. *Publ. Hartley bot. Labs. Lpool Univ.*, 3: 5-23.
- DAMMANN, H., 1930. Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen and helgoländer Meeresalgen. *Wiss. Meeresuntersuch.*, *Helgoland, N.F.*, 18 (4): 1-36.

- DANGEARD, P., 1963. Recherches sur le cycle évolutif de quelques Scytosiphonacées. *Botaniste*, S. 46 (1-3) : 1-132.
- DIXON, P.S. and RUSSELL, G., 1964. Miscellaneous notes on algal taxonomy and nomenclature, I. *Bot. Notiser*, 117 (3) : 279-284.
- FALKENBERG, P., 1879. Die Befruchtung und der Generationswechsel von *Cutleria*. *Mitt. zool. Sta. Neapel*, 1: 420-447.
- FARMER, J.B. and WILLIAMS, J.L., 1898. Contributions to our knowledge of the Fucaceae : their life-history and cytology. *Phil. Trans. roy. Soc. London*, Ser. B, 190 : 623-645.
- FELDMANN, J., 1937. *Les Algues marines de la côte des Albères*. I-III. Cyanophycées, Chlorophycées et Phéophycées. *Rev. algol.*, 9: 141-335.
- FELDMANN, J., 1949. L'ordre des Scytosiphonales. Travaux botaniques dédiés à R. MAIRE. Mém. h.s., *Soc. Hist. nat. Afr. N.*, 11: 103-115.
- FELDMANN, J., 1952. Les cycles de reproduction des Algues et leur rapport avec la phylogénie. *Rev. Cyt. Biol. végét.*, 13: 1-49.
- FELDMANN, J., 1954. Inventaire de la Flore marine de Roscoff. *Travaux Sta. biol. Roscoff*, Supplément 6, 1-152.
- FELDMANN, J., 1963. *Les Algues*. In : GRASSÉ, P.P., *Précis de Sciences Biologiques. Botanique*. Paris, Masson, 1039 p.
- FOLLIOT, R., 1964. Contribution à l'étude de la biologie des Cynipides gallicoles (Hyménoptères cynipoidea). *Ann. Sci. nat., Zool.*, S. 12, 6 (3) : 407-564.
- FÖYN, B.R., 1934. Ueber den Lebenszyklus einiger Braunalgen. *Bergens Mus. Årbok*, 2: 1-9.
- FÖYN, B., 1934. Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophyceen *Cladophora subriana*. *Arch. Protistenk.*, 83: 1-56.
- FRITSCH, F.E., 1942a. Studies in the comparative morphology of the Algae. I. Heterotrichy and juvenile stages. *Ann. Bot.*, London, N.S., 6: 397-412.
- FRITSCH, F.E., 1942b. Studies in the comparative morphology of the Algae. II. The Algal life-cycle. *Ann. Bot.*, London, N.S., 6: 533-563.
- FRITSCH, F.E., 1943. Studies in the comparative morphology of the Algae. III. Evolutionary tendencies and affinities among Phaeophyceae. *Ann. Bot.*, London, N.S., 7: 63-87.
- FRITSCH, F.E., 1945. *The structure and reproduction of the Algae*. Cambridge University, 2, xiv + 939 p.
- FRITSCH, F.E., 1949. The lines of algal advance. *Biol. Rev.*, 24: 94-124.
- GREVILLE, R.K., 1830. *Algae britannicae*. Edinburgh, LXXXVIII + 218 p.
- GODWARD, M.B., 1948. The iron-alum acetocarmine method for Algae. *Nature*, 161 (4084) : 203.
- HAMEL, G., 1931-1939. *Phéophycées de France*. Paris, XLVII + 432 p.
- HARTMANN, M., 1925. Untersuchungen über relative Sexualität. I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus*. *Biol. Zbl.*, 45: 449-467.
- HARTMANN, M., 1931. Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie. *Naturwissenschaften*, 19: 8-16.
- HARTMANN, M., 1934. Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. *Arch. Protistenk.*, 83: 110-153.

- HARTMANN, M., 1937. Ergänzende Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. *Arch. Protistenk.*, **89**: 382-392.
- HARVEY, W.H., 1858-1863. *Phycologia australica*, London.
- HOLLENBERG, G., 1941. Culture studies of marine Algae. II. *Hapterophycus canaliculatus* S. et G. *Amer. J. Bot.*, **28**: 676-683.
- HYGEN, G., 1934. Ueber den Lebenszyklus und die Entwicklungsgeschichte der Phaeosporeen. Versuche an *Nemacystus divaricatus* (Ag.) Kuck. *Nyt Mag. Naturv.*, **74**: 187-268.
- INAGAKI, K., 1958. A systematic study of the order Chordariales from Japan and its vicinity. *Sci. Pap. Inst. algol. Res. Fac. Sci. Hokkaido Univ.*, **4** (2) : 87-197.
- JAASUND, E., 1957. Marine Algae from Northern Norway. II. *Bot. Notiser*, **110** (2) : 205-231.
- KNIEP, H., 1928. *Die Sexualität der niederen Pflanzen*. Jena, 544 p.
- KNIGHT, M., 1923. Studies in the Ectocarpaceae. I. The life-history and cytology of *Pylaiella litoralis* Kjellm. *Trans. roy. Soc. Edinb.*, **53**: 343-360.
- KNIGHT, M., 1929. Studies in the Ectocarpaceae. II. The life-history and cytology of *Ectocarpus siliculosus* Dillw. *Trans. roy. Soc. Edinb.*, **56** (2) : 307-332.
- KNIGHT, M., 1931. Nuclear phases and alternation in Algae. Phaeophyceae. *Beih. bot. Zbl.*, Dresden, **48** (1) : 15-37.
- KNIGHT, M., BLACKER, M.C.H. and PARKE, M.W., 1935. Notes on the life-cycle of species of *Asperococcus*. *Proc. Lpool biol. Soc.*, **40**: 79-97.
- KORNMANN, P., 1962. Die Entwicklung von *Chordaria flagelliformis*. *Helgoländ. wiss. Meeresuntersuch.*, **8** (2) : 276-279.
- KORNMANN, P., 1963. Die Entwicklung von *Desmarestia viridis*. *Helgoländ. Wiss. Meeresunters.*, **8** (3) : 287-292.
- KUCKUCK, P., 1894. Bemerkungen zur marinen Algenvegetation von Helgoland. I. *Helgoland Wiss. Meeresuntersuch.*, N.F., **1** : 225-263.
- KUCKUCK, P., 1912. Beiträge zur Kenntnis der Meeresalgen. Die Fortpflanzung der Phaeosporeen. *Helgoland Wiss. Meeresuntersuch.*, N.F., **5** : 153-186.
- KUCKUCK, P., 1929. Fragmente einer Monographie der Phaeosporeen. *Helgoland Wiss. Meeresuntersuch.*, N.F., **17** : 1-93.
- KUNIEDA, H. et ARASAKI, S., 1947. On the life-history of *Ilea fascia* and *Punctaria* sp. *Seibutsu*, **2** (6) : 185-188.
- KUNIEDA, H. et SUTO, S., 1938. The life-history of *Colpomenia sinuosa* (Scytosiphonaceae), with special reference to the conjugation of anisogametes. *Bot. Mag.*, Tokyo, **52** (622) : 539-546.
- KÜTZING, F.T., 1843. *Phycologia generalis*. Leipzig, 458 p.
- KYLIN, H., 1933. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Phaeophyceen. *Lund. Univ. Årsskr.* N.F., Avd. 2, **29** (7) : 1-102.
- KYLIN, H., 1934. Zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen. *Lund Univ. Årsskr.* N.F., Avd. 2, **30** (9) : 1-189.
- KYLIN, H., 1937. Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte einiger Phaeophyceen. *Lund Univ. Årsskr.* N.F., Avd. 2, **33** (1) : 1-34.

- KYLIN, H., 1940. Die Phaephyceenordnung Chordariales. *Lund Univ. Årsskr. N.F., Avd. 2*, **36** (9) : 26-67.
- KYLIN, H., 1947. Die Phaeophyceen der schwedischen Westküste. *Lund Univ. Årsskr. N.F., Avd. 2*, **43** (4) : 1-99.
- LEVING, T., 1957. Some modern aspects of growth and reproduction in marine Algae in different regions. *Année biol.*, **33** (1-2) : 57-65.
- LE JOLIS, A., 1864. Liste des Algues marines de Cherbourg. *Mém. Soc. Sci. nat. Cherbourg*, **10** : 5-168.
- LOISEAUX, S., 1964. Sur une nouvelle espèce de *Myrionema* des environs de Roscoff et son cycle. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **258** : 2383-2385.
- LUND, S., 1959. The marine Algae of East Greenland. I. Taxonomical part. *Medd. Grönland*, **156** (1) : 1-247.
- MAGNE, F., 1953. La méiose chez le *Sporochnus pedunculatus*. *C.R. Acad. Sci., Paris*, **236** : 1596-1598.
- MOEWUS, F., 1933. Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen. *Arch. Protistenk.*, **80** : 469-526.
- MOEWUS, F., 1938. Die Sexualität und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen über die Parthenogenese der Gameten. *Arch. Protistenk.*, **91** : 357-441.
- MÜLLER, D.G., 1963. Sporangienbildung bei *Ectocarpus siliculosus*. *Pubbl. Sta. zool. Napoli*, **33** (3) : 310-314.
- NAYLOR, M., 1955. The life-history of *Adenocystis utricularis* (Bory) H. et H. *Trans. roy. Soc. N.Z.*, **83** (2) : 295-301.
- NAYLOR, M., 1957. An acetocarmine squash technique for the Fucales. *Nature*, **180** (4775) : 46.
- NAYLOR, M., 1958a. Observations on the taxonomy of the genus *Stictyosiphon* Kütz. *Rev. algol.*, **1** : 1-24.
- NAYLOR, M., 1958b. Some aspects of the life-history and cytology of *Stictyosiphon tortilis* (Rupr.) Reinke. *Acta adriat.*, **8** (16) : 1-22.
- OLTMANN, F., 1899. Ueber die Sexualität der Ectocarpeen. *Flora, Jena*, **86** : 86-99.
- OLTMANN, F., 1922. Morphologie und Biologie der Algen. Jena, 2.
- PAPENFUSS, G.F., 1933. Note on the life-cycle of *Ectocarpus siliculosus* Dillw. *Science*, **77** : 390-391.
- PAPENFUSS, G.F., 1935a. Alternation of generations in *Ectocarpus siliculosus*. *Bot. Gaz.*, **96** : 421-446.
- PAPENFUSS, G.F., 1935b. The development of the gametophyte of *Spermatococcus paradoxus*. *K. fysiogr. Sällsk. Lund Förh.*, **5** (20) : 1-4.
- PAPENFUSS, G.F., 1947. Extension of the brown algal order Dictyosiphonales to include the Punctariales. *Bull. Torrey. bot. Cl.*, **74** (5) : 398-402.
- PAPENFUSS, G.F., 1955. Classification of the Algae. *Century progr. nat. Sci.* 1853-1953. San Francisco, 115-224 p.
- PARKE, M.W., 1933. A contribution to knowledge of the Mesogloioaceae and associated families. *Publ. Hartley bot. Labs. Lpool Univ.*, **9** : 5-43.

- PASCHER, A., 1918. Ueber diploide Zwerggenerationen bei Phaeophyceen (*Laminaria saccharina*). *Ber. deutsch. bot. Ges.*, **36** : 246-252.
- PROVASOLI, L., 1958a. Nutrition and ecology of Protozoa and Algae. *Ann. Rev. Microbiol.*, **12** : 279-308.
- PROVASOLI, L., 1958b. Effect of plant hormones on *Ulva*. *Biol. Bull.*, **114** : 375-384.
- REINKE, J., 1877. Ueber das Wachstum und die Fortpflanzung von *Zanardinia collaris* Crn. *Monatsber. kgl. preuss. Akad. Wiss. Berlin*, 565-578 p.
- REINKE, J., 1878a. Ueber die Entwicklung von *Phyllitis*, *Scytosiphon* und *Asperococcus*. *Jb. wiss. Bot.*, Leipzig, **11**.
- REINKE, J., 1878b. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über die Suttleriaceen des Golfs von Neapel. *Nova acta leop.*, **40** (2) : 59-96.
- REINKE, J., 1889-1892. Atlas deutscher Meeresalgen, Berlin, 70 p.
- ROSENVINGE, L.K., 1935. On some danish Phaeophyceae. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, 9 Raekke, *Nat. Math. Afd.*, **6**.
- ROSENVINGE, L.K. et LUND, S., 1947. The marine Algae of Denmark. II. Phaeophyceae. *K. danske Vidensk. Selsk. Skr.*, **2** (6) : 1-59.
- RUSSELL, G., 1964. Systematic position of *Pylaiella littoralis* and status of the order Dictyosiphonales. *Brit. phyc. Bull.*, **2** (5) : 322-326.
- SAUVAGEAU, C., 1896. Remarques sur la reproduction des Phéosporées et en particulier des *Ectocarpus*. *Ann. Sci. nat., Bot.*, S. 8, **2** : 223-274.
- SAUVAGEAU, C., 1897. Observations relatives à la sexualité des Phéosporées. *J. Bot.*, **11**.
- SAUVAGEAU, C., 1915. Sur la sexualité hétérogamique d'une Laminaire (*Saccorhiza bulbosa*). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **161** : 796-799.
- SAUVAGEAU, C., 1917. Sur un nouveau type d'alternance des générations chez les Algues brunes (*Dictyosiphon foeniculaceus*). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **164** : 829-831.
- SAUVAGEAU, C., 1923. Sur l'état quiescent prolongé d'une Algue Phéosporée éphémère. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **176** : 479-482.
- SAUVAGEAU, C., 1924a. Sur le curieux développement d'une Algue Phéosporée, *Castagnea zosterae*. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **179** : 1381-1384.
- SAUVAGEAU, C., 1924b. Sur quelques exemples d'hétéroblastie dans le développement des Algues Phéosporées. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **179** : 1576-1579.
- SAUVAGEAU, C., 1925. Sur le développement d'une Algue Phéosporée, *Leathesia difformis* Aresch. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **180** : 1632-1635.
- SAUVAGEAU, C., 1926. Sur l'alternance des générations chez le *Carpomitra cabreræ* Kütz. *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **23** : 141-191.
- SAUVAGEAU, C., 1927a. Sur les problèmes du *Giraudya*. *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **24** : 1-74.
- SAUVAGEAU, C., 1927b. Sur l'alternance des générations chez le *Nereia filiformis* Zan. *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **24** : 357-367.
- SAUVAGEAU, C., 1927c. Sur le *Castagnea zosterae* Thur. *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **24** : 369-431.
- SAUVAGEAU, C., 1928. Sur les Algues Phéosporées à éclipse ou Eclipsiophycées. *Rec. Trav. bot. néerl.*, **25 A** : 260-270.
- SAUVAGEAU, C., 1929. Sur le développement de quelques Phéosporées. *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **26** : 253-420.

- SAUVAGEAU, C., 1931. Sur quelques Algues Phéosporées de la rade de Villefranche (A.-M.). *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **28** : 7-168.
- SAUVAGEAU, C., 1932. Le pléthysmothalle. *Bull. Sta. biol. Arcachon*, **29** : 1-16.
- SCHREIBER, E., 1924. Die Reinkultur von marinen Phytoplankton und der Bedeutung für die Erforschung der Produktionsfähigkeit der Meerwassers. *Wiss. Meeresunters., Helgoland*, **16** : 1-33.
- SCHUSSNING, B. et KOTHBAUER, E., 1934. Der Phasenwechsel von *Ectocarpus siliculosus*. *Öst. bot. Zeitschr.*, **83** : 81-97.
- SUNDENE, O., 1962. Reproduction and ecology of *Chorda tomentosa*. *Nytt Mag. Bot.*, **10** : 159-167.
- STRASBURGER, E., 1897. Kernteilung und Beruchtung bei *Fucus*. *Jb. wiss. Bot.*, **30** : 351-374.
- TAYLOR, W.R., 1937. Notes on North Atlantic marine Algae. I. *Pap. Mich. Acad. Sci.*, **22** : 225-233.
- THURET, G., 1853. Recherches sur la fécondation des Fucacées. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **26** : 745.
- VAZART, B., 1963. *Différenciation des cellules sexuelles et fécondation chez les Cryptogames*. *Protoplasmiologia*, **7** (3b) : 1-363.
- YAMANOUCHI, S., 1912. The life-history of *Cutleria*. *Bot. Gaz.*, **54** (6) : 441-502.
- YAMANOUCHI, S., 1913. The life-history of *Zanardinia*. *Bot. Gaz.*, **56** : 1-35.

PLANCHE I

1. Fronde délophycée de *S. griffithsiana* naissant sur son protonéma pseudo-discoïde. Par suite d'une inégalité de développement, un seul des cladomes primaires (très ramifié à son sommet) est visible. Des ébauches d'autres individus de *S. griffithsiana* sont déjà formées à la périphérie du protonéma.

2. Une fronde délophycée, née en culture, haute de 5 mm environ, dont le faisceau de filaments axiaux est homogène mais dont les filaments terminaux sont restés libres. Un zoïdocyste uniloculaire est visible, à droite (Cliché Caville).

3. Détail de l'axe et du sommet de la plante figurée en 2. Les cladomes primaires sont très serrés et les filaments assimilateurs (pleuridies), très longs, sont encore libres de la gaine mucilagineuse qui les entoure normalement dans la nature (Cliché Caville).

4. Une fronde sporophytique, réduite et rudimentaire, prématurément fertile et porteuse d'un très gros zoïdocyste uniloculaire.

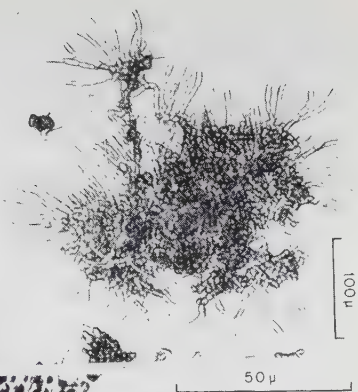
5. Un zoïdocyste uniloculaire porté à l'aisselle d'une pleuridie latérale (détail grossi de la photo 2 (Cliché Caville)).

Observations vitales.

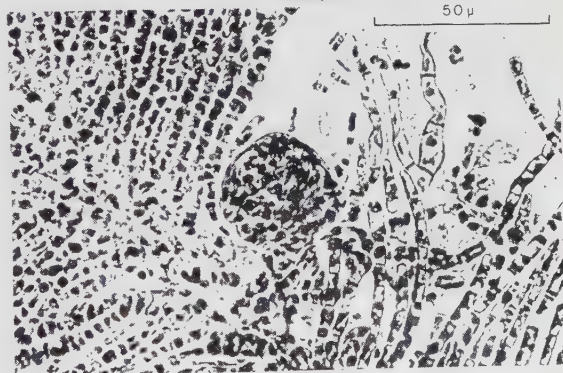


2

1



3



5

4

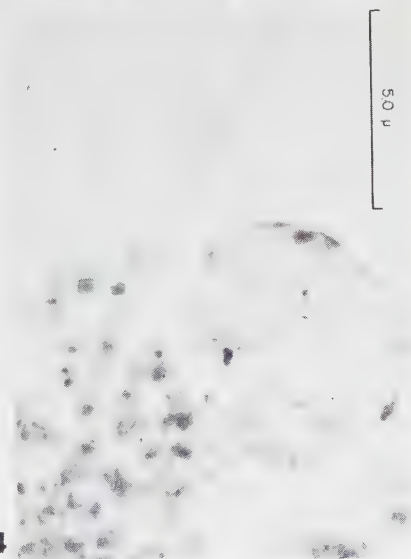


PLANCHE II

1. Ensemble de filaments et pseudo-disques protonémieux engendrés par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires du *S. chordariaeformis*.

2. Un protonéma générateur d'un faisceau de cladomes uni-axiaux accolés, qui constituent l'axe de la fronde délophycée et dont les rameaux latéraux (pleuridies) portent quelques zoïdocystes pluriloculaires, de même que le protonéma.

3. Un pléthysmothalle pseudo-discoïde fertile, né des zoïdes issus des zoïdocystes pluriloculaires des protonémas et des frondes dressées.

4. Une jeune fronde délophycée engendrée par les protonémas « enkystés », après deux ans de culture, qui est devenue fertile en début de saison et a produit deux zoïdocystes uniloculaires.

5. Idem, mais non fertile; on voit encore, sous forme de grosses cellules vidées, les restes des protonémas « enkystés ».

Observations vitales.

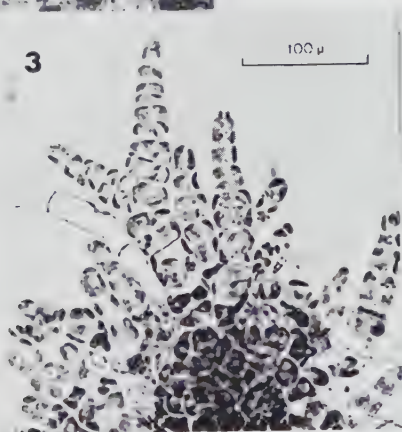
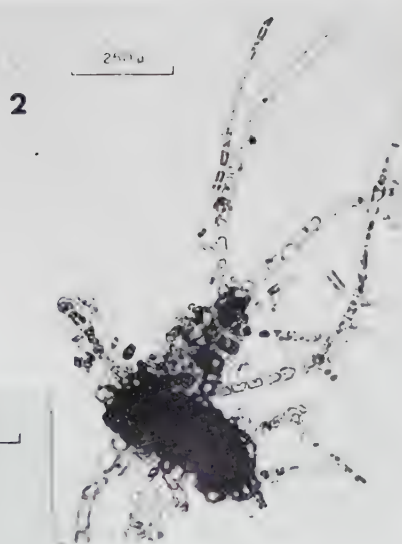
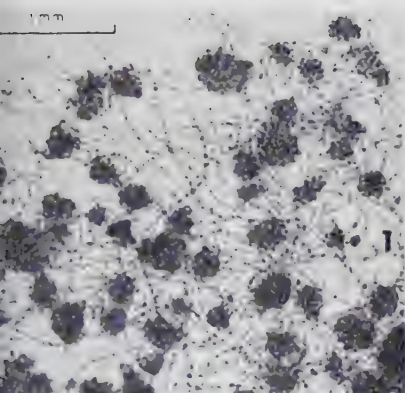


PLANCHE III

Développement des zoospores du *Petalonia fascia*.

1. Un protonéma filamenteux rampant, porteur de zoïdocystes pluriloculaires, entièrement ou presque entièrement vidés, ainsi que de jeunes frondes de *Petalonia fascia*.
2. Une partie du protonéma pseudo-discoïde engendré par le développement direct des zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires. On y aperçoit un zoïdocyste pluriloculaire porté par un filament dressé (Cliché Dumazert).
3. Un protonéma court et filamenteux, ayant produit une fronde délophycée unique (Cliché Abélard).

Observations vitales.

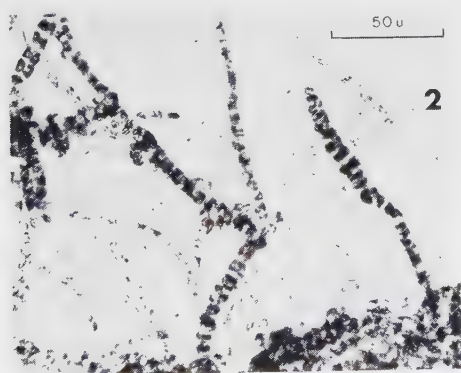
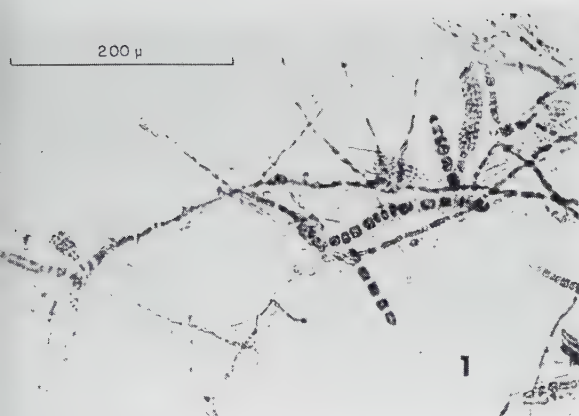


PLANCHE IV

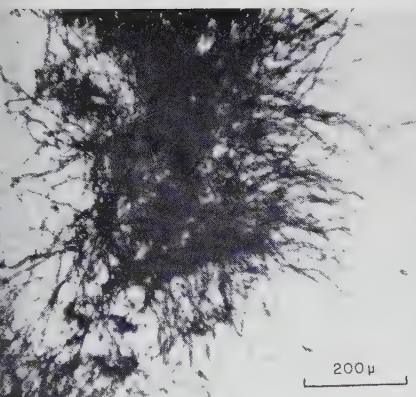
1. Aspect général de deux prothalles en forme de pseudo-disques nés du développement direct des zoïdes émis par les zoïdocystes uniloculaires du *Striaria attenuata*.

2. Détail des prothalles : rameaux dressés porteurs de zoïdocystes pluriloculaires (Cliché Caville).

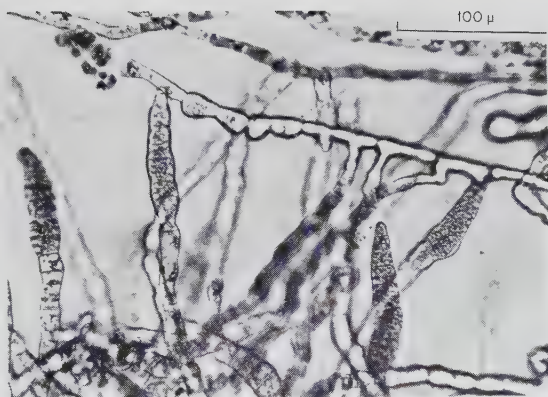
3. Une jeune fronde délophycée fertile sur son protonéma, tous deux engendrés par la copulation des zoïdes des zoïdocystes uniloculaires.

4. Portion agrandie des frondes engendrées en culture, dont l'apparence striée, caractéristique du genre, est due à la disposition verticillée des sores de zoïdocystes uniloculaires.

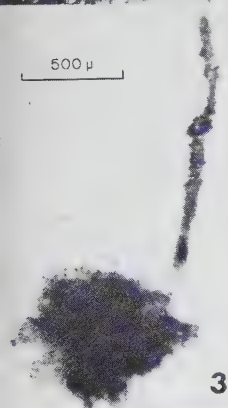
5. Un zoïdocyste uniloculaire vidé (dont on aperçoit mal les contours) et entouré de zoïdes dont plusieurs ont copulé et formé des zygotes contenant deux plastes et deux noyaux visibles (colorés par la réaction de Feulgen).



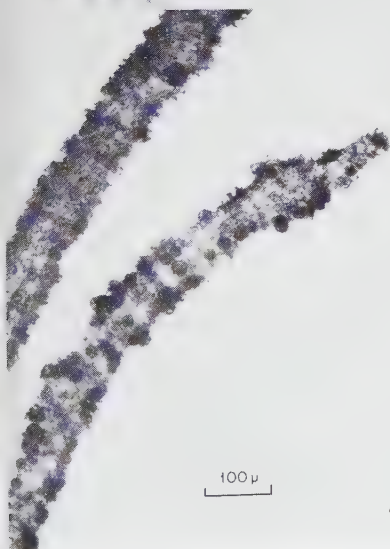
1



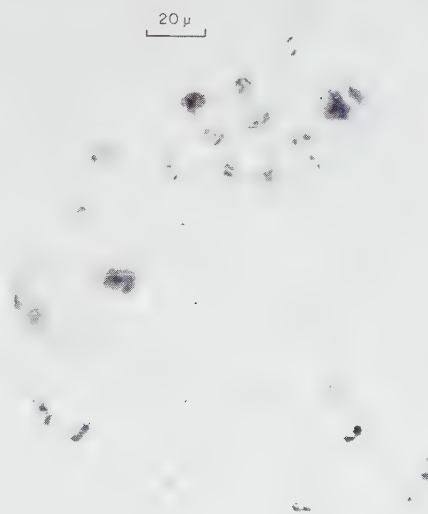
2



3



4



5

PLANCHE V

1. Un prothalle encore non fertile (Cliché Dumazert) de *Stictyosiphon adriaticus*.

2. Plantes délophycées obtenues dans nos cultures, la plus grande mesurant 4 cm (planche d'herbier).

3. Prothalles à longs filaments dressés et très gros zoïdocystes pluriloculaires, engendrés par les zoïdes des premières frondes délophycées de culture.

4. Jeune fronde délophycée fertile, née en culture, productrice de nombreux zoïdocystes uniloculaires.

5. Détail de la fronde fertile. Les zoïdocystes uniloculaires apparaissent ici légèrement exserts, bien que tous développés par transformation directe de cellules corticales.

6. Un stade diacinèse dans une cellule-mère de zoïdocyste uniloculaire, dans lequel on éte comptés 13 paires de chromosomes représentant le nombre haploïde de l'espèce (colorés par la réaction de Feulgen).

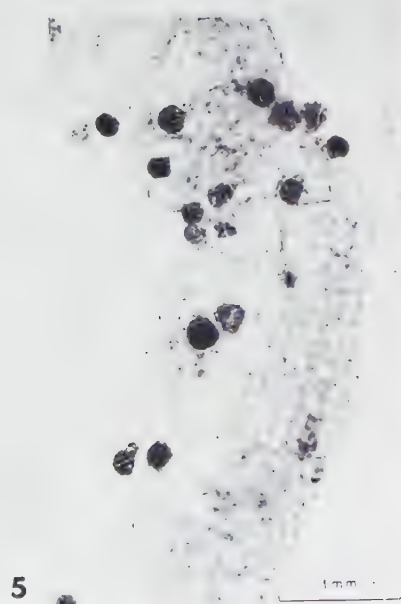
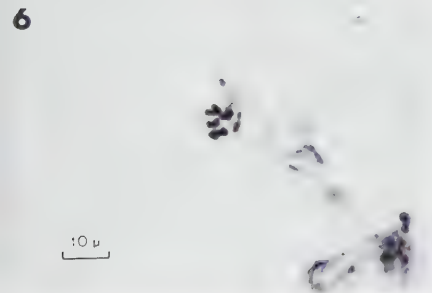
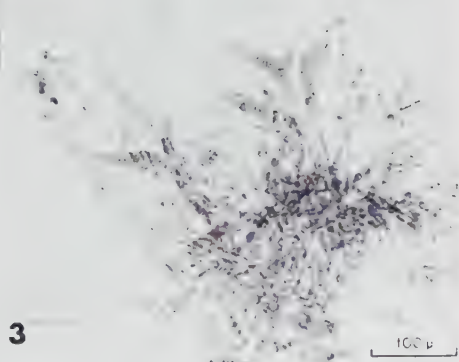
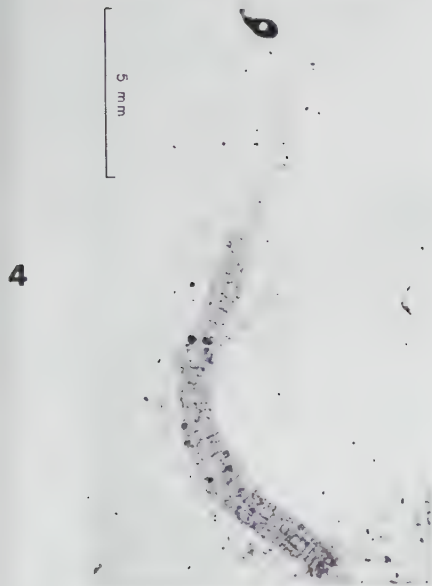
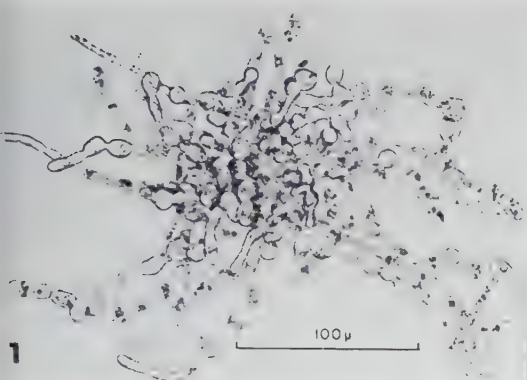


PLANCHE VI

1. Un prothalle femelle de *Sporochnus pedunculatus* avec une oosphère germant sur place, dans son oogone. La différence de diamètre entre les cellules du prothalle et celles de l'oogone est visible, de même que l'emplacement d'un spermatocyste vidé.

2. Prothalles issus des plantes de Banyuls, avec deux oosphères, dont l'une est expulsée de son oogone, montrant un tout début de germination (Cliché Dumazert).

3. Un filament prothallien portant un zoïdocyste uniloculaire producteur de « pseudo-anthérozoïdes » parthénogénétiques (à gauche sur la photo).

4. Microthalles filamenteux appliqués contre les cellules terminales (oogoniales) ou autres des prothalles, et supposés contenir des anthérozoïdes fonctionnels.

5. Plusieurs frondes de *Sporochnus* développées, en culture, sur le même prothalle.

6. Détail d'une de ces frondes encore à l'état d'axe filamenteux primaire surmonté d'une zone de croissance qui a émis plusieurs filaments assimilateurs à son sommet, mais aucun rameau corticant vers le bas.

(1, 2, 5 et 6, observations vitales; 3 et 4, colorations au Feulgen.)



RÉSUMÉ

La classification actuelle des Phéophycées étant fondée principalement sur l'étude comparative des modes de reproduction, ce travail a été entrepris avec l'intention de contribuer au développement de nos connaissances dans ce domaine.

Le cycle sexuel ainsi que le mode de développement de six espèces de Phéosporées, appartenant à des groupes différents, ont été établis au moyen de cultures expérimentales, au Laboratoire.

Trois espèces ont été cultivées pour la première fois (*Sauvageaugloia griffithsiana*, *Sauvageaugloia chordariaeformis* et *Stictyosiphon adriaticus*). En ce qui concerne les trois autres : le *Striaria attenuata* montre sur les côtes françaises, un comportement différent de ce qui a été observé en Suède chez cette espèce (KYLIN); l'examen du *Petalonia fascia* confirme les résultats déjà connus sur sa reproduction en Europe; enfin, le cycle du *Sporochnus pedunculatus*, dont SAUVAGEAU avait ébauché l'étude, est complété et décrit.

L'étude des cycles de reproduction a été envisagée ici au double point de vue de l'alternance morphologique des générations et de l'alternance cytologique des phases.

L'étude des cycles de reproduction a été envisagée ici au double point de vue de l'alternance morphologique des générations et de l'alternance cytologique des phases.

Elle révèle l'existence, chez les espèces considérées, d'une reproduction sexuée et d'une reproduction asexuée.

Une reproduction sexuée comportant un cycle hétéromorphe, avec alternance de sporophytes et de gamétophytes (= prothalles), existe chez *Sauvageaugloia griffithsiana*, *Striaria attenuata*, *Stictyosiphon adriaticus* et *Sporochnus pedunculatus*.

Chez toutes ces espèces, la reproduction sexuée s'accompagne d'un cycle nucléaire avec alternance d'une phase diploïde (= sporophyte) et d'une phase haploïde (= gamétophyte). Les nombres chromosomiques sont donnés pour chacune d'elles.

Des stades de méiose observés dans les cellules-mères des zoïdocystes uniloculaires des sporophytes, aussi bien de culture que des stations naturelles, confirment le déroulement des cycles nucléaires chez ces mêmes espèces, ainsi que chez la Sporochne *Nereia filiformis* pour laquelle une alternance de générations a déjà été décrite par SAUVAGEAU.

Chez *Striaria attenuata*, outre le cycle digénétique, s'est manifesté un cycle monogénétique, diplophasique, résultant de la copulation des zoïdes méiotiques issus des zoïdocystes uniloculaires des sporophytes. Ainsi le thalle délophycé est à la fois un sporophyte et un gamétophyte.

Il y a reproduction asexuée, assurée par les zoïdes des zoïdocystes pluriloculaires, fonctionnant comme spores directes, chez le *Sauvageaugloia chordariaeformis* (qui produit également des zoïdocystes uniloculaires, mais le sort de leurs zoïdes n'a pu être suivi), et chez le *Petalonia fascia*.

Les thalles porteurs de zoïdocystes pluriloculaires, ont montré une tendance constante à se reproduire directement sous forme de « *pléthymothalles diploïdes* », lorsqu'ils sont issus de zoïdes diploïdes, ou de « *pléthymothalles haploïdes* », lorsqu'ils sont issus de zoïdes méiotiques.

Le développement apogamique des zoïdes méiotiques, qui est à l'origine des « pléthysmothalles haploïdes », est attribué à un facteur d'« impuberté », d'origine interne et héréditaire, mais influencé sans doute par des conditions externes, et capable d'inhiber le caractère sexué de ces zoïdes. La nature de ce facteur reste indéterminée.

Dans un cas, celui du *Stictyosiphon adriacus*, cette inhibition de la sexualité a été levée après un an, et des prothalles producteurs de gamètes fonctionnels ont alors succédé aux pléthysmothalles haploïdes. Une nouvelle génération de sporophytes a été ainsi engendrée en culture.

D'après les observations qui précèdent, une certaine indétermination des thalles et des zoïdes, quant à leur comportement, a été soulignée. Elle pourrait traduire le caractère ancestralement aléatoire de la nature des individus et des zoïdes. Une détermination précise serait l'indice d'un stade évolué.

D'autre part, l'existence de thalles « adelophycés » est attribuée à des phénomènes de néoténie, qui les réduit à leur phase protonémique, et rend celle-ci fertile. Il a été constaté un dimorphisme de ces thalles chez le *Sauvageaugloia griffithsiana* et le *Stictyosiphon adriaticus*.

Enfin, il est fréquent que les zygotes du *Sauvageaugloia griffithsiana* se chargent de réserves, s'enkystent, et passent à l'état quiescent. Un semblable état a été aussi observé dans le cas de certains thalles « adelophycés », notamment des protonémas du *Sauvageaugloia chordariaeformis*.

SUMMARY

Since the modern classification of the Pheophyceae is based on comparative studies of life-histories this work is an attempt to extend our knowledge in this field.

The sexual cycle and mode of development of six species, from four different families, have been established by means of laboratory culture.

Of these, three species (*Sauvageaugloia griffithsiana*, *S. chordariaeformis*, and *Stictyosiphon adriaticus*) have been cultured for the first time. Of the others, (a) *Striaria attenuata* from the French coasts, shows a difference in behaviour pattern from that described by KYLIN for Swedish specimens; (b) *Petalonia fascia* developed in the expected way, so confirming the known behaviour of this European species, and (c) the cycle of *Sporochnus pedunculatus*, already partially studied by SAUVAGEAU, has been completed.

These studies have taken account of the morphological alternation of generations as well as the cytological changes of the various phases.

In the species considered, both sexual and asexual modes of reproduction have been seen.

Sauvageaugloia griffithsiana, *Striaria attenuata*, *Stictyosiphon adriaticus* and *Sporochnus pedunculatus* were found to show in culture a digenetic, heteromorphic cycle with alternation of adelophycean sporophytes and adelophycean gametophytes (= prothalli), this giving a diplohaplophasic nuclear cycle with the alternation of a diploid phase (diplont = sporophyte) and a haploid phase (haplont = gametophyte). Chromosome numbers are given for each species.

Stages of meiosis which have been seen to take place in the spore mother cell of unilocular sporangia of sporophytes, both in culture and in specimens collected from the shore, can be regarded as confirmation of this suggested cytological cycle.

Reduction division has also been seen in *Nereia filiformis*, another member of the order of Sporochnales for which SAUVAGEAU has already described the alternation of generations.

Striaria attenuata has been found to show a varying life-cycle : as well as the digenetic diplohaplophasic alternation, under certain conditions, the zooids from unilocular sporangia have been found to fuse, thus acting as gametes and showing a monogenetic, diplophasic cycle. At such times, the delophycean thallus may behave either as a spore-bearing or as a gamete-bearing organ.

Sauvageaugloia chordariaeformis and *Petalonia fascia* have shown only asexual reproduction by the direct germination of zooids liberated from plurilocular Sporangia. *Sauvageaugloia chordariaeformis* was found to produce unilocular sporangia but germination of the zooids was not obtained.

Both delophycean and adelophycean thalli which bear plurilocular sporangia tend to give rise to new thalli directly; these plethysmothalli being either diploid or haploid according to the genetic state of the zooid from which they develop.

Apogamic development of haploid zooids giving rise directly to haploid plethysmothalli is probably due to the existence of an internal and hereditary factor of immaturity which may be under the influence of external conditions and which is capable of inhibiting the sexual nature of the zooids. This factor has not been determined.

In the case of *Stictyosiphon adriaticus* however, haploid plethysmothalli which had been in culture for one year, began to liberate functional gametes under some unknown stimulus; and from the fusion of these, macroscopic sporophytes arose. This suggests that there is flexibility in the behaviour of the zooids and the thalli which may arise from the very plastic origin of both : more precisely determined behaviour may be a sign of greater evolutionary development.

Further it is suggested that adelophycean stages arise under other stimuli which produce a protonemal thallus on which zooids capable of fusion arise. In *Sauvageaugloia griffithsiana* and *Stictyosiphon adriaticus* these thalli show a marked dimorphism.

In a number of cases the zygotes of *Sauvageaugloia griffithsiana* have been seen to accumulate reserve substances and to form resting stages rather in the manner of hypnozygotes. Similar conditions have been observed in some of the adelophycean stages, particularly in the protonema of *Sauvageaugloia chordariaeformis*.

ZUSAMMENFASSUNG

Vorliegende Arbeit wurde zwecks Anreicherung unserer Kenntnisse in der modernen Klassifikation der Pheophyzaen, auf Grund des vergleichenden Studiums der Vermehrungsweise unternommen.

Sexualzyklus und Entwicklungsgeschichte sechs verschiedener Arten wurden an Hand von Laboratoriumszuchten untersucht.

Drei dieser Arten wurden überhaupt zum ersten Male gezüchtet (*Sauvageaugloia griffithsiana*, *S. chordariaeformis* und *Stictyosiphon adriaticus*). Von den drei übrigen weist die eine : *Striaria attenuata*, an der französischen Küste ein, von dem in Schweden beobachtetes (KYLIN), verschiedenes Benehmen. Bei *Petalonia fasciata* wurde die be-

reits bekannte Vermehrungsart bestätigt. Der von SAUVAGEAU bei *Sporoch-nus pedunculatus* teilweise beobachteter Zyklus wurde vervollständigt.

Das Studium der Lebenskreise wurde im Sinne des morfolologischen Generationswechsels sowie des zytologischen Phasenwechsels unternommen.

Die untersuchten Arten besitzen eine geschlechtslose und eine geschlechtliche Vermehrungsweise. Digenetische, heteromorphe — mit abwechselndem Vorhandensein von Sporophyten und Gametophyten (Prothallus) — sexuelle Vermehrungsart besteht bei *Sauvageauglia griffithsiana*, *Striaria attenuata* *Stictyosiphon adriaticus* und *Sporoch-nus pedunculatus*.

Bei all diesen Arten wird die sexuelle Vermehrungsweise von einer, abwechselnd diploiden und haploiden Phase begleitet. Die Chromosomenzahl wird für jede Art angegeben.

Die in Kulturen und in der Natur beobachteten Meiosisstadien in den Mutterzellen der unilokularen Zoïdozysten der Sporophyten, bestätigen die Nuklearzyklen bei all diesen Arten sowie bei *Nereia filiformis* wo SAUVAGEAU bereits einen Generationswechsel beobachtet hatte.

Bei *Striaria attenuata* wurde ausser dem diplohaplophasischen, digenetischen Zyklus einen, aus der Kopulation der aus den unilokularen Zoïdozysten der Sporophyten entstandenen meiotischen Zoiden, diplophasischen, monogenetischen Zyklus beobachtet.

Bei *Sauvageaugloia chordariaeformis* und *Petalonia fasciata* bekommt eine, durch die als Direktsporen wirkende Zoiden der plurilokularen Zoïdozysten, geschlechtslose Vermehrungsweise vor. Erstere Art erzeugt ebenfalls unilokulare Zoïdozysten, doch konnte deren weiteres Schicksal nicht verfolgt werden.

Die mit plurilokularen Zoïdozysten beladenen Thallen zeigten einen dauernden Hang zur direkten Vermehrung in der Form von diploiden Plethysmothallen soweit sie von diploiden Zoiden stammen, und in der Form von haploiden Plethysmothallen wenn sie von meiotischen Zoiden stammen.

Die den haploiden Plethysmothallen zugrunde liegende apogamische Entwicklung der meiotischen Zoiden wird einem erblichen, inneren, doch von äusseren Wirkungen beeinflussten Impubertätsfaktor zugeschrieben.

Bei *Stictyosiphon adriaticus* verschwand diese sexuelle Inhibition nach einem Jahr und danach folgten tätige Gameten den haploiden Plethysmothallen. Eine neue Generation von Sporophyten entstand in den Kulturen.

Eine gewisse Indetermination des Verhaltens der Thallen und der Zoiden wurde also beobachtet. Diese Indetermination kann mit der aleatorischen Natur der Individuen und der Zoiden in Verbindung gebracht werden. Eine genaue Determination würde ein höhere Entwicklungsgeschichtliches Stadium anzeigen.

Das Vorhandensein von «*adélophycée*» Thallen wird neotenischen Phänomenen zugeschrieben. Diese würde die Thallen auf ihre protone-mische Phase reduzieren und die Fertilität dieser Phase gestatten.

Bei *Sauvageaugloia griffithsiana* und *Stictyosiphon adriaticus* wurde ein Dimorphismus dieser Thallen festgestellt.

Häufig wurde bei *Sauvageaugloia griffithsiana* festgestellt dass die Zygoten sich mit Reserven anreichern und in das Ruhestadium übergehen. Ein solches Ruhestadium wurde ebenfalls bei verschiedenen «*adélophycée*» Thallen und besonders bei den Protonemas von *Sauvageaugloia chardariaeformis* festgestellt.

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 19 octobre 1964

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

Marc ZAMANSKY

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

Jean ROCHE

